

ARCHIV

Mikroskopische Anatomie

für vergleichende und experimentelle
Histologie und Embryonalentwicklung

für Zoologie und Botanik

O. HERTWIG and W. von KÖNIG

in Berlin

Neuauflage des Band

Band 1

von O. HERTWIG

Verlag von Ernst & Sohn

1904

Abgegeben am 10. Oktober 1904

Inhalt.

Abteilung I.

Über den Wandungsbaue der Arterien, insbesondere die Struktur des elastischen Gewebes bei Anamnioten und Sauripeden. Seite

Von Ortwin Reinecke 15

Hierzu Tafel I—II.

Zur Kenntnis der Zellgranula. Untersuchungen über den feineren Bau der Haut von *Myxine glutinosa*. (Erster Teil, erste Hälfte.)

Von K. E. Schreiner. (Aus dem Anatomischen Institut der Universität Kristiania) 79

Hierzu Tafel III—VIII und 15 Textfiguren.

Über die Entwicklung des Labyrinthanhanges (*Recessus labyrinthi* oder *Ductus endolymphaticus*) bei den Schildkröten und über seine Homologisierung bei den Wirbeltieren.

Von Franz Keibel, Strassburg i. Elz. 189

Hierzu Tafel IX—XI und 30 Textfiguren.

Sind die „Sommerzellen“ in der Nebenniere des Frosches acidophil?

Von Dr. Walter Carl, Privatdozent an der Universität Königsberg i. Pr. 245

Hierzu 1 Textfigur.

Abteilung II.

Seite

Das genealogische Netzwerk und seine Bedeutung für die Frage der monophyletischen oder der polyphyletischen Abstammungshypothese.

Von Oscar Hertwig 227

Hierzu 5 Textfiguren

Die Herren Mitarbeiter des „Archivs für mikroskopische Anatomie“ erhalten 50 Sonderabdrücke unentgelt. Weitere gewünschte Exemplare werden gegen Erstattung der Herstellungsgebühren geliefert.

Inhalt.

Abteilung I.

Erstes Heft. Ausgegeben am 31. Mai 1916.

Seite

- Zu Carl Rabl's „Edouard van Beneden und der gegenwärtige Stand der wichtigsten von ihm behandelten Probleme.“ Von Franz Keibel, Strassburg. Hierzu 3 Textfiguren 1

Zweites und drittes Heft. Ausgegeben am 20. Oktober 1916.

- Über den Wandungsbaue der Arterien, insbesondere die Struktur des elastischen Gewebes bei Anamnioten und Sauropsiden. Von Ortwin Reinecke. Hierzu Tafel I—II 15
- Zur Kenntnis der Zellgranula. Untersuchungen über den feineren Bau der Haut von *Myxine glutinosa*. (Erster Teil, erste Hälfte.) Von K. E. Schreiner. (Aus dem Anatomischen Institut der Universität Kristiania.) Hierzu Tafel III—VIII und 15 Textfiguren 79
- Über die Entwicklung des Labyrinthanhanges (Recessus labyrinthi oder Ductus endolymphaticus) bei den Schildkröten und über seine Homologisierung bei den Wirbeltieren. Von Franz Keibel, Strassburg i. Els. Hierzu Tafel IX—XI und 30 Textfiguren . . 189
- Sind die „Sommerzellen“ in der Nebenniere des Frosches acidophil? Von Dr. Walter Carl, Privatdozenten an der Universität Königsberg i. Pr. Hierzu 1 Textfigur 245

Viertes Heft. Ausgegeben am 5. Februar 1917.

- Historisch-kritische Untersuchungen über die Plastosomen der Pflanzenzellen. Von Friedrich Meves in Kiel. Hierzu Tafel XII—XV. 249
- Untersuchungen über den Bau des Glaskörpers des Menschen. Von Albert Szent-Györgyi, Budapest. (Aus dem I. Anatomischen Institut der Universität Budapest. Direktor Prof. Dr. M. von Lénghossék.) Hierzu Tafel XVI—XX und 6 Textfiguren . . 324
- Über die Glomeruli der Vorniere von *Torpedo* und deren arterielle Gefässe. Von J. Rückert, München. Hierzu Tafel XXI—XXIV und 11 Textfiguren 387
- Zur Entwicklung der Vena cardinalis posterior von *Torpedo* und deren Beziehungen zur Vorniere. Von J. Rückert, München. Hierzu Tafel XXV und XXVI und 1 Textfigur 466

Abteilung II.

Erstes Heft. Ausgegeben am 31. Mai 1916.

Seite

Über die Plasmakomponenten (Golgscher Apparat, Mitochondrien u. a. der weiblichen Geschlechtszellen (zytologische Untersuchungen am Ascidien-Ovarium). Von Prof. Dr. Jan Hirschler (Lemberg-Universität). (Aus dem Anatomisch-biologischen Institut an der Universität Berlin.) Hierzu Tafel I—IV	1
Untersuchungen über den Vorgang der Befruchtung. I. Der Anteil des Protoplasmas an der Befruchtung von <i>Ascaris megaloccephala</i> . Von Hans Held. Hierzu Tafel V—X	59
Literarische Rundschau	225

Zweites und drittes Heft. Ausgegeben am 20. Oktober 1916.

Das genealogische Netzwerk und seine Bedeutung für die Frage der monophyletischen oder der polyphyletischen Abstammungshypothese. Von Oscar Hertwig. Hierzu 5 Textfiguren	227
---	-----

Viertes Heft. Ausgegeben am 5. Februar 1917.

Über die theoretische Fassung des Problems der Vererbung erworbener Eigenschaften. Von Professor Dr. Jan Hirschler (Lemberg-Universität)	243
--	-----

381133

ARCHIV
für
Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung
für vergleichende und experimentelle
Histologie und Entwicklungsgeschichte

II. Abteilung
für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

O. Hertwig und **W. Waldeyer**
in Berlin

Neunundachtzigster Band

I. Abteilung

Mit 26 Tafeln und 67 Textfiguren

BONN

Verlag von Friedrich Cohen

1917

ARCHITECTURE

MANUSCRIPTS

THE ARCHITECTURE OF THE
HUMAN MIND

BY
J. H. B. J. J. J.

THE ARCHITECTURE OF THE
HUMAN MIND

BY
J. H. B. J. J. J.

THE ARCHITECTURE OF THE
HUMAN MIND

BY
J. H. B. J. J. J.

THE ARCHITECTURE OF THE
HUMAN MIND

BY
J. H. B. J. J. J.

THE ARCHITECTURE OF THE
HUMAN MIND

BY
J. H. B. J. J. J.

Inhalt.

Abteilung I.

Erstes Heft. Ausgegeben am 31. Mai 1916.	Seite
Zu Carl Rabl's „Edouard van Beneden und der gegenwärtige Stand der wichtigsten von ihm behandelten Probleme.“ Von Franz Keibel, Strassburg. Hierzu 3 Textfiguren	1
Zweites und drittes Heft. Ausgegeben am 20. Oktober 1916.	
Über den Wandungsbaue der Arterien, insbesondere die Struktur des elastischen Gewebes bei Anamnioten und Sauropsiden. Von Ortwin Reinecke. Hierzu Tafel I—II	15
Zur Kenntnis der Zellgranula. Untersuchungen über den feineren Bau der Haut von <i>Myxine glutinosa</i> . (Erster Teil, erste Hälfte.) Von K. E. Schreiner. (Aus dem Anatomischen Institut der Universität Kristiania.) Hierzu Tafel III—VIII und 15 Textfiguren	79
Über die Entwicklung des Labyrinthanhanges (<i>Recessus labyrinthi</i> oder <i>Ductus endolymphaticus</i>) bei den Schildkröten und über seine Homologisierung bei den Wirbeltieren. Von Franz Keibel, Strassburg i. Els. Hierzu Tafel IX—XI und 30 Textfiguren	189
Sind die „Sommerzellen“ in der Nebenniere des Frosches <i>acidophilus</i> ? Von Dr. Walter Carl, Privatdozenten an der Universität Königsberg i. Pr. Hierzu 1 Textfigur	245
Viertes Heft. Ausgegeben am 5. Februar 1917.	
Historisch-kritische Untersuchungen über die Plastosomen der Pflanzenzellen. Von Friedrich Meves in Kiel. Hierzu Tafel XII—XV.	249
Untersuchungen über den Bau des Glaskörpers des Menschen. Von Albert Szent-Györgyi, Budapest. (Aus dem I. Anatomischen Institut der Universität Budapest. Direktor Prof. Dr. M. von Lenhossék.) Hierzu Tafel XVI—XX und 6 Textfiguren	324
Über die Glomeruli der Vorniere von <i>Torpedo</i> und deren arterielle Gefässe. Von J. Rückert, München. Hierzu Tafel XXI—XXIV und 11 Textfiguren	387
Zur Entwicklung der <i>Vena cardinalis posterior</i> von <i>Torpedo</i> und deren Beziehungen zur Vorniere. Von J. Rückert, München. Hierzu Tafel XXV und XXVI und 1 Textfigur	466

INDEX

CONTENTS

1. Introduction	1
2. The History of the Project	2
3. The Objectives of the Project	3
4. The Methodology of the Project	4
5. The Results of the Project	5
6. The Conclusions of the Project	6
7. The Acknowledgements	7
8. The References	8
9. The Appendixes	9
10. The Glossary	10
11. The Bibliography	11
12. The Index	12

ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

**für vergleichende und experimentelle
Histologie und Entwicklungsgeschichte**

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

O. Hertwig und W. Waldeyer
in Berlin

Neunundachtzigster Band

II. Abteilung

Mit 10 Tafeln und 5 Textfiguren

BONN

Verlag von Friedrich Cohen

1917

ARCHIV

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

Die histologische und anatomische
Untersuchung des menschlichen Körpers

II. Abteilung

Die histologische und anatomische
Untersuchung des tierischen Körpers

O. Reissig, W. Weidner

Verlag von J. Neumann, Neudamm

1874

Preis 1 Mark

1874

Verlag von J. Neumann, Neudamm

1874

Inhalt.

Abteilung II.

Erstes Heft. Ausgegeben am 31. Mai 1916.

Seite

- Über die Plasmakomponenten (Golgischer Apparat, Mitochondrien u. a. der weiblichen Geschlechtszellen (zytologische Untersuchungen am Ascidien-Ovarium). Von Prof. Dr. Jan Hirschler (Lemberg-Universität). (Aus dem Anatomisch-biologischen Institut an der Universität Berlin.) Hierzu Tafel I—IV 1
- Untersuchungen über den Vorgang der Befruchtung. I. Der Anteil des Protoplasmas an der Befruchtung von *Ascaris megalocephala*. Von Hans Held. Hierzu Tafel V—X 59
- Literarische Rundschau 225

Zweites und drittes Heft. Ausgegeben am 20. Oktober 1916.

- Das genealogische Netzwerk und seine Bedeutung für die Frage der monophyletischen oder der polyphyletischen Abstammungshypothese. Von Oscar Hertwig. Hierzu 5 Textfiguren 227

Viertes Heft. Ausgegeben am 5. Februar 1917.

- Über die theoretische Fassung des Problems der Vererbung erworbener Eigenschaften. Von Professor Dr. Jan Hirschler (Lemberg-Universität) 243
-

Index

CONTENTS

1. Introduction	1
2. The History of the Index	2
3. The Structure of the Index	3
4. The Method of Indexing	4
5. The Use of the Index	5
6. The Maintenance of the Index	6
7. The Advantages of the Index	7
8. The Disadvantages of the Index	8
9. The Future of the Index	9
10. Conclusion	10

Zu Carl Rabl's „Edouard van Beneden und der gegenwärtige Stand der wichtigsten von ihm behandelten Probleme.“

Von

Franz Keibel, Strassburg.

In einer grossen Arbeit, welche im 88. Bande dieses Archives abgedruckt ist, will Carl Rabl das Lebenswerk Edouard van Benedens würdigen und den gegenwärtigen Stand der wichtigsten von van Beneden behandelten Probleme zur Darstellung bringen.

Das Werk Rabls trägt dementsprechend „zum grössten Teil einen historischen Charakter“ (S. 268). Im Anschluss an den historischen Teil der Arbeit teilt dann Rabl ausgedehnte eigene Untersuchungen mit, durch welche die Forschungen Ed. van Benedens über die Gastrulation der Säuger weitergeführt werden sollen. In beiden Teilen der Arbeit werden in erster Linie mein Freund Hubrecht und ich, dann auch noch mancher andere auf das schärfste angegriffen. Dagegen wäre nun ja nichts zu sagen, denn es ist das gute Recht eines jeden, Ansichten, die er für falsch hält, zu bekämpfen, und wenn er kann, in ihrer Haltlosigkeit blosszustellen. Immerhin sollte aber auch hierbei die Form gewahrt werden, und kein Autor dürfte sich dazu bewegen lassen, seine wissenschaftlichen Gegner verächtlich zu machen. Er sollte doch überzeugt sein, dass auch sie sich nach Kräften bemüht haben, in die Probleme einzudringen; auch sollte er bei allem Selbstbewusstsein an die Möglichkeit denken, dass auch er sich irren kann. Von diesem Geiste, der für die historische Behandlung so wichtig ist, finde ich nun bei Rabl nichts. In schulmeisterlicher Weise fertigt er seine Gegner ab. Mich hierin mit ihm messen zu wollen, liegt mir fern. Wenn Rabl mir einen Druck- oder Schreibfehler vorwirft, so tut das nichts zur Sache, und, wenn ich ihm nun hier seine Druck- oder Schreibfehler, wie sie sich z. B. in seinem neuesten Werk finden, vorführen wollte, so würde ich das lächerlich finden. Vielleicht mag man Rabl für seine Leidenschaftlichkeit zugute halten, dass er selbst an den Fragen,

über welche er historisch berichten will, zu sehr beteiligt ist, um ein guter und gerechter Historiker zu sein. Spielt doch in seinem Werke die Darstellung seiner eigenen wissenschaftlichen Entwicklung fast eine grössere Rolle als die van Benedens. So sucht er nachzuweisen, dass von ihm eigentlich die Cell-lineage-Forschung ausgeht und greift dabei auf seine Arbeit über die Malermuschel (*Unio*) 1876 zurück. Trotzdem er sich nun aber ausgiebig mit der Gastrulation beschäftigt und gerade das Zusammenarbeiten der Resultate der Forschungen über Cell-lineage und der Gastrulations- und der Keimblätterlehre ein Hauptgegenstand seiner uns hier beschäftigenden Arbeit ist, vergisst er daran zu erinnern, dass er in seiner Arbeit über *Unio* die Schalendrüsenanlage als *Gastrula* angesehen hat. Ich verweise dafür auf Götte (*Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, Bd. 52, 1891) und Korschelt (*Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere* von Korschelt und Heider. Spezieller Teil, 1893, S. 929).

Es sei übrigens gleich erklärt, dass der Ausdruck *Wirbeltierzoologe*, den er mir so übel nimmt, und den er als auf sich und van Beneden besonders gemünzt ansieht, durchaus nicht gegen ihn gerichtet ist, sondern gegen die Mehrzahl der Anatomen, welche, wie ich selber, sich mit Wirbellosen wenig oder gar nicht beschäftigt haben.¹⁾ Ich habe zwar gelegentlich auch einmal *Wirbellose* beobachtet und habe einen grossen Teil der Arbeiten, über die Rabl berichtet, mit Interesse gelesen, habe mich auf diesem Gebiet aber mit Recht immer als Laie betrachtet und habe bei befreundeten Zoologen Rat und Belehrung gesucht. Der Hinweis von Hubrecht, dass man doch als Gastrulation einen Vorgang bezeichnen solle, der allen Metazoen gemeinsam wäre, und nicht die nur den Chordaten eigentümliche Bildung der Chorda und die besondere Form der Mesodermbildung mit in diesen Vorgang einbeziehen solle, weil dadurch die Vergleichbarkeit beeinträchtigt werde, hat mich veranlasst, die Vorgänge, welche ich früher als zweite Phase der Gastrulation zusammenfasste, als Chorda- und Mesodermbildung zu bezeichnen und nicht mehr in den Begriff der eigentlichen Gastrulation einzuschliessen.

¹⁾ In dem Handbuche der Entwicklungsgeschichte des Menschen, S. 53, kann Rabl lesen: „... und ich habe mich ihm in dieser Hinsicht durchaus anschliessen müssen, trotzdem ich viele Jahre lang die Frage durchaus vom Standpunkt der Wirbeltierzooologen aus behandelt habe.“

Aus entsprechenden Gründen glaubte ich davon absehen zu müssen, den Vorgang der Invagination oder auch nur einer nach Innenverlagerung in die Definition der Gastrulation aufzunehmen. Wurde doch dadurch die Delaminationsgastrula nicht erfasst, und Delaminationsvorgänge kommen sogar bei Wirbeltieren in Betracht. Es sind das zunächst nur Definitionsfragen, aber sie hängen auch mit sachlichen Differenzen zusammen, welche Rabl zu überaus absprechenden Urteilen über mich veranlasst. Die Lehre von der Gastrulation in zwei Phasen, dann die Erklärung, dass man nur die erste dieser Phasen als Gastrulation bezeichnen solle, die zweite als Chorda- und Mesodermbildung, und die Beobachtungen, welche hiermit zusammenhängen, bilden den Kernpunkt des Streites zwischen Rabl und mir, und dass Rabl hier mir gegenüber überaus ungerecht, also ganz unhistorisch verfährt, darauf möchte ich hinweisen. Dabei kann ich nicht auf jede Einzelheit eingehen, bei der ich glaube, dass Rabl mir unrecht tut und möchte die Leser von Rabls Arbeit nur bitten, sich in dem, was ihnen Rabl vorträgt, durch die temperamentvolle Überzeugung, welche Rabls Darstellung trägt, nicht ohne weiteres fortreißen zu lassen, sondern selbst zu prüfen.

Im Jahre 1901 (Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte) sagte ich (S. 1113): „Unter Gastrulation verstehen wir bei Wirbeltieren den Vorgang, bei dem die Zellkomplexe für das Darmentoderm (resp. Darm- und Dotterentoderm), für das Mesoderm und für die Chorda in das Innere des Keimes gelangen.“

Dieser Vorgang würde nach meiner Ansicht in zwei Phasen verlaufen, in deren erster das Dottersack- und Darmentoderm, in der zweiten Chorda und Mesoderm gebildet wird. „Dabei bleibt,“ wie ich hervorhebe (Anat. Anz., Bd. 26, 1905, S. 368), „zu beachten, dass es vielfach schwer sein wird, in jedem Einzelfalle die Grenze zwischen beiden Vorgängen genau festzustellen, da auch hier, wie sonst vielfach in der Entwicklungsgeschichte, Ineinanderschiebungen von phylogenetisch zeitlich aufeinanderfolgenden Vorgängen stattgefunden haben.“ So konnte ich z. B. bei meinen Untersuchungen über die Chorda bei Säugern (Meerschweinchen und Kaninchen) (Arch. f. Anat. u. Physiologie, 1889, Anatom. Abt.) und beim Schwein (Morphologische Arbeiten, 1893) nicht ausschliessen, dass auch bei der zweiten Phase der Gastrulation, wie ich sie damals definierte, einzelne Elemente mit zur Bildung des Darmepithels beitragen.

1905 definiere ich im Anschluss an Hubrecht (Anat. Anz., Bd. 26, S. 367): „Die Gastrulation ist der Vorgang, durch welchen sich die Zellen des Metazoenkeimes in Ektoderm und Entoderm sondern¹⁾; unter Entoderm sind dabei nur die den Darm bildenden Zellen zu verstehen.“ Ich habe hier den Ausdruck sondern deshalb gewählt, weil ich auch Delaminationsvorgänge damit erfassen wollte, was nicht geschah, wenn ich wie früher sagte, „in das Innere des Keimes gelangen“. Hubrecht braucht „differenzieren“, aber versteht unter differenzieren etwas anderes als Rabl und begreift den Begriff der Abspaltung, wie ich weiss, auch in den Begriff der Differenzierung ein. Ich brauche mich dabei nicht auf meine Gespräche mit Hubrecht zu berufen. Es geht das auch mit aller Sicherheit aus einigen Sätzen der Hubrechtschen Erklärung hervor (Anat. Anz., Bd. 26, S. 357). Hubrecht kritisiert meine Definition von Gastrulation von 1901 und sagt: „Es soll (d. h. nach Keibel) die Gastrulation der Vorgang sein, bei dem das Darmentoderm in das Innere des Keimes gelangt. Es wird also vorausgesetzt, dass genanntes Darmentoderm zunächst an anderer Stelle liegt und nun eine Umlagerung nach innen erfahren muss. Diese *Petitio principii* ist meiner Ansicht nach verwerflich, und die Definition soll so aufgestellt werden, dass sie auch auf Delamination passt. Sie würde dann folgendermaßen lauten: „Die Gastrulation ist ein Vorgang, bei dem ein Darmentoderm sich einem Hautektoderm gegenüber differenziert und somit aus der einschichtigen Keimanlage eine zweischichtige hervorgeht.“

Rabl aber sagt (S. 263) „Dass der hier gebrauchte Ausdruck „sondern“ nicht im Sinne von isolieren, trennen, sondern im Sinne von differenzieren gemeint ist, kann nach dem Zusammenhange, in dem er gebraucht ist, nicht zweifelhaft sein; denn sonst müsste der Satz lauten: Die Gastrulation ist ein Vorgang, durch welchen sich die bereits zu Ektoderm und Entoderm differenzierten Zellen des Keimes voneinander sondern. Damit hätte der Satz aber einen ganz anderen Sinn. Übrigens beweist auch die Versicherung Keibels, dass er in allen wesentlichen Punkten — und dahin gehört doch auch die Bestimmung der Gastrulation — mit Hubrecht übereinstimme, dass er unter Sonderung Differenzierung verstanden habe. Ich behaupte und werde die Beweise

¹⁾ Im Original nicht gesperrt.

dafür beibringen, dass die Gastrulation in erster Linie kein Differenzierungs-, sondern ein Wachstumsvorgang ist, ein Vorgang, durch welchen gewisse bereits früher differenzierte Organanlagen in ihre definitive Lage gebracht werden.“ Rabl hat sich also hier als ein schlechter Textausleger erwiesen. Ein Historiker würde, wenn er die Entwicklung, welche ich in der Formulierung dieser Frage durchgemacht habe, sorgfältig verfolgt hätte, wohl auf die richtige Auslegung gekommen sein. Rabl aber hat nicht einmal für gut befunden, die Hubrechtsche Erklärung, auf die ich doch unmittelbar Bezug nehme, zu berücksichtigen. Meiner Definition wird hier von Rabl ein Sinn untergeschoben, welchen sie gar nicht hat. Auch hätte Rabl wohl berücksichtigen müssen, dass ich mich später 1913 noch an anderer Stelle (Kultur der Gegenwart III. IV. 2, S. 390) über die Definition der Gastrulation aussprach. Auch dann würde er erkannt haben, dass er meiner Erklärung von 1905 einen falschen Sinn unterlegt; — und das gleiche tat er auch, wie ich doch noch einmal ausdrücklich hervorheben will, Hubrecht gegenüber, indem er dem Worte differenzieren einen ganz anderen Sinn zuschreibt, als es Hubrecht getan. Übrigens wird von Rabl auch ganz allgemein meine Erklärung missbraucht, dass ich in allen wesentlichen Punkten mit Hubrecht übereinstimme. Dieser Satz findet sich in der Schlusszusammenfassung meiner Erklärung, nachdem vorher Punkt für Punkt ausgeführt ist, worin ich mit Hubrecht übereinstimme, somit ist es nicht zulässig, eine Übereinstimmung in anderen Punkten anzunehmen als sie von mir festgestellt worden sind. Wenn die Grundlagen in dieser Weise willkürlich verschoben werden, müssen natürlich auch die Folgerungen falsche und ungerechte sein. Das braucht nicht weiter ausgeführt zu werden.

Doch ich will noch einige Einzelheiten hervorheben. Wie kommt Rabl dazu — und entsprechende Stellen finden sich mehrfach — zu sagen (S. 255):

„Die Frage, was es denn eigentlich für einen Sinn habe, dass der Kopffortsatz, der doch ganz oder der Hauptsache nach Chordaanlage sein soll, dass also die Chordaanlage zuerst vom „Entoderm“ vollkommen getrennt angelegt werde, dass sie dann mit ihm verschmelze („eingeschaltet“ werde), sich aber zuletzt doch wieder von ihm trenne („ausgeschaltet“ werde), diese

Frage hat sich weder Hubrecht noch Keibel vorgelegt.“ Man vergleiche dazu auch Seite 263 und 246.

Bei Besprechung meiner Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern (Archiv für Anat. u. Physiol., 1889, Anat. Abt.) sagt Rabl, es könne ihm nicht einen Augenblick zweifelhaft sein, „dass Keibel, obwohl er selbst sehr nachdrücklich vor diesem Fehler warnt, beständig ‚Einschaltung‘ und ‚Ausschaltung‘ der Chorda verwechselt. Keine seiner Zeichnungen zeigt einen wirklichen (primären) Chordakanal, d. h. einen Chordakanal im Sinne Lieberkühns, ein Archenteron nach der Auffassung von Benedens und mir.“

Rabl irrt, und wenn er Fig. 34 meiner Arbeit vielleicht einmal vorurteilsfrei betrachten will, so wird er wohl den mit Ch. c. bezeichneten Hohlraum als wirklichen Chordakanal im Sinne Lieberkühns gelten lassen müssen.

Nebenbei wird in der gleichen Arbeit (S. 23 bzw. 347) zur Charakterisierung des Stadiums gesagt: „Das Herz selbst verdankt seine Entstehung Faltungsvorgängen des visceralen Blattes des Perikardialmesoblastes.“ Rabl zitiert diesen Satz, der mit dem ganzen Zusammenhange gar nichts zu tun hat (S. 250), mit der Hinzufügung: „Dies gilt, wie Keibel jetzt wohl selbst wissen wird, nur für das primitive Ektokard, das ‚äußere Herzhäutchen‘ Koellikers, nicht aber für das primitive Entokard oder das ‚innere Herzhäutchen‘. Der springende Punkt aber wäre gewesen, zu entscheiden, woher dieses Endothelsäckchen stammt. Diese Frage wird aber von Keibel gar nicht erwähnt.“ Ich erwähne diese Sätze, weil sie sehr charakteristisch dafür sind, wie Rabl mich behandelt. Ganz besonders charakteristisch deshalb, weil Rabl (S. 381) kein Bedenken trägt, bei einem Embryo von der paarigen Herzanlage zu sprechen, trotzdem ein Endothelrohr des Herzens oder inneres Herzhäutchen Koellikers im strengen Sinne des Wortes noch nicht vorhanden ist.

Es entbehrt nicht des Humors, wenn ich sogar gelegentlich den Sündenbock für Bonnet abgeben muss (S. 356): „Vor allem ist ihm (Bonnet) entgangen“, sagt Rabl, „dass man gegenwärtig — wohl hauptsächlich infolge der äusserst mangelhaften Untersuchungen Keibels mit dem Ausdruck Chordaplatte sehr verschiedenartige Gebilde bezeichnet. Dadurch ist er in den Fehler verfallen, aus dem Kopffortsatz oder ‚Urdarmsäckchen‘

schliesslich doch nur die Chorda entstehen zu lassen.“ Übrigens ist Lieberkühn beim Meerschweinchen zu einem entsprechenden Resultat gekommen.

Ich wende mich jetzt zur Frage der Nomenklatur, die in Rabl's Arbeit eine grosse Rolle spielt. Dank der Bemühungen von Hubrecht und mir soll da das schlimmste Chaos herrschen. Nun habe ich mich stets bemüht, neue Namen überhaupt nicht einzuführen, sondern die Nomenklatur zu benutzen, wie sie uns von den Begründern der Keimblätterlehre überliefert war, dass dann die Keimschichten, die man bei den verschiedenen Tieren als Ektoderm und Entoderm bezeichnete, nicht zu homologisieren waren, habe ich natürlich lange erkannt, und noch 1913 (Kultur der Gegenwart III. IV. 2, S. 390) ausgesprochen. Ich kann mich hier damit begnügen, darauf zu verweisen.

Übrigens will ich nicht versäumen, doch auch einmal meine Übereinstimmung mit Rabl hervorzuheben. Ich bin wie er gegen eine Fesselung der Nomenklatur durch die Abstimmungen einer Kommission besonders bei einer Wissenschaft, welche noch wie die Entwicklungsgeschichte im vollen Werden begriffen ist. Sogar die Baseler Nomenklatur, welche für eine alte Wissenschaft festgesetzt wurde, zeigt meiner Meinung nach, dass man in vielen Fällen gut getan hätte, hier von einer Bindung abzusehen. Wenn nun aber Rabl sagt (S. 233): „Vor langer Zeit wurde einmal auf einem Anatomenkongress (dem ich übrigens nicht beiwohnte) eine Kommission eingesetzt, die sich mit den Vorarbeiten für die Schaffung einer einheitlichen entwicklungsgeschichtlichen Nomenklatur beschäftigen sollte“ usw., so täuscht ihn freilich sein Gedächtnis mehrfach. Der Kommission gehörte zunächst Waldeyer nicht an, sondern nur His, Rabl und ich, der Kommission sollte das Recht der Kooptation zustehen. Der von His gestellte Antrag, dem sich der Vorsitzende, Waldeyer, anschloss, lautete: „Die Anatomische Gesellschaft möge eine besondere Kommission ernennen mit dem Auftrag, sich über Grundsätze erspriesslichen Zusammenarbeitens auf dem Gebiete entwicklungsgeschichtlicher Forschung zu einigen.“ Die Aufgabe der Kommission war also eine viel weitere und freiere als Rabl annimmt. Ausserdem war Rabl auf dem Anatomenkongress in Bonn (1901), auf dem diese Kommission gewählt wurde, zugegen und hat sogar vorgetragen. Im Gegensatz zu Rabl habe ich stets bedauert, dass diese

Kommission nie zusammengetreten ist. Sie hätte sicher die Entwicklungsgeschichte durch keine mit Stimmenmehrheit beschlossene Nomenklatur in Fesseln geschlagen, hätte aber viel zur Verständigung und zur Verhinderung einfach durch Missverständnisse hervorgerufenen unnützen Streites beitragen können. Hätte sie ausserdem zum Beispiel eine Übersicht über die in Betracht kommenden Termini technici gegeben, wie sie jetzt Rabl selbst in seiner Arbeit für ein kleines Gebiet der Entwicklungsgeschichte gegeben hat, so würde das von wesentlichem Nutzen gewesen sein. Übrigens finde ich auf diesem Gebiet einen Widerspruch bei der Erklärung des Ausdruckes *bouton embryonnaire*. S. 198 heisst es: „den Rest der inneren Zellmasse“ beim Säugetier nach Ablösung der *couche lécitophorale*, „der übrigens deren Hauptmasse darstellt, nennt van Beneden *bouton embryonnaire*, was sich so ziemlich mit der deutschen Bezeichnung Embryonalknoten deckt. Dagegen lesen wir Seite 225: „Nicht gleichbedeutend mit „Embryonalknoten“ ist *bouton embryonnaire*.“

Wende ich mich jetzt von der Nomenklatur zum sachlichen Inhalt der Rablschen Arbeit, so ist hervorzuheben, dass Rabl zeigen will (S. 223), dass die Keimblättertheorie nur eine mehr untergeordnete Bedeutung hat. Auch darüber habe ich mich ja selbst, zuletzt an der zitierten Stelle der Kultur der Gegenwart ausgesprochen.

Rabl behauptet dann ferner und will die Beweise beibringen (S. 263) „dass die Gastrulation in erster Linie kein Differenzierungs-, sondern ein Wachstumsvorgang ist, ein Vorgang, durch welchen gewisse bereits früher differenzierte Organanlagen in ihre definitive Lage gebracht werden“. Ich erinnere hier daran, dass Rabl unter differenzieren etwas ganz anderes versteht wie Hubrecht und ich unter differenzieren bzw. sondern, und dass es durchaus unzulässig ist, dass er seinen Sinn unsern Ausdrücken unterschiebt. Dass ich (wie er) annehme, dass die prospektive Potenz gewisser Embryonalbezirke schon sehr früh festgelegt ist, hätte er schon aus den Schemata in meinen Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines (1893) entnehmen können. Eine scharfe Abgrenzung der einzelnen Bezirke ist freilich, wie ja aber auch Rabl selbst zugeben muss, zurzeit nicht möglich.

Rabls Untersuchungen beziehen sich auf das Kaninchen, und da behauptet er, beweisen zu können, dass der Kopffortsatz

nicht nur die Anlage für Chorda und Mesoderm liefert, sondern auch den grössten Teil des Darmentoderms und seiner Organe. Ja, er scheint es für wahrscheinlich zu halten, dass das gesamte Darmentoderm vom Kopffortsatz geliefert wird. Würde aber auch nur erwiesen, dass ein Teil des Darmentoderms vom Kopffortsatz geliefert wird, so wäre damit die Lehre von der Gastrulation in zwei Phasen widerlegt.

Ich bin nicht dieser Ansicht. Als ich vor mehr als 25 Jahren nach Untersuchungen am Kaninchen, dann Anfang der neunziger Jahre nach Untersuchungen am Schwein für die Säuger zu der Aufstellung der Lehre von den zwei Phasen der Gastrulation kam, war ich ja zu dem Resultat gekommen, dass im wesentlichen vom Kopffortsatz Chorda und Mesoderm gebildet wird, hatte aber eine geringe Beteiligung an der Bildung des Darmentoderms nicht ausschliessen können. Trotzdem habe ich, wie gesagt, die Lehre von der Gastrulation in zwei Phasen aufgestellt und halte das damals Gesagte auch aufrecht. Dass ich die „zweite Phase“ der Gastrulation nach meiner Definition von 1905 nicht mehr als Gastrulation definiere, ist dabei von untergeordneter Bedeutung.

Ausserdem aber kann ich freilich auch nicht zugeben, dass Rabl den Beweis einwandfrei geführt hat, dass das gesamte oder fast das gesamte Darmentoderm und das Entoderm seiner Drüsen vom Kopffortsatz aus geliefert wird, und wenn man genau zusieht, so spricht sich Rabl auch da, wo es sich um die reine Feststellung von Tatsachen handelt, stets mit einer gewissen Reserve aus. Die Angaben, dass der in das „Lecitophor“ eingeschaltete Kopffortsatz durch Abgabe von pyknotischen Zellen mit pyknotischen Kernen das Darmentoderm bilden soll, kann ich auch nicht als gelungen betrachten. Bei der Verwertung der Zellzählungen, welche Rabl wesentlich als Beweis gelten, ist hervorzuheben, dass Rabl ein mögliches Ausziehen in die Länge und eine dadurch bedingte Umordnung der Zellen der Chordaanlage gar nicht in Betracht zieht. Nun ist aber die Chorda der Säuger ein ganz rudimentäres Organ. Die seitlich von ihr gelegenen Elemente sind sich stark progressiv entwickelnde Bildungen mit kräftigem, schon früh einsetzendem Wachstum, sicher geeignet, die rudimentäre Chordaanlage in die Länge auszuspinnen. Dann ist die Chordaanlage schon bei Schweineembryonen von etwa sieben Ursegmentpaaren, bei Kaninchen wenig später, am kaudalen Ende

aus dem Entoderm ausgeschaltet und entwickelt sich doch in der Kontinuität weiter. Von einer Abgabe von Entodermzellen kann nun aber gar nicht mehr die Rede sein.

Noch ein Wort über die Art, wie Rabl fremde Untersuchungen zur Stütze seiner Ansicht verwertet. Ich kann dieselbe nur als höchst willkürlich bezeichnen. Sehr empfindlich ist es Rabl, dass Brachet, der doch die Untersuchungen seines Lehrers, van Beneden, sehr genau kennen musste, sich auf die Seite von Hubrecht und mir gestellt hat (vergl. S. 222). Brachet wird nach Lage der Dinge sehr milde, ja freundlich behandelt, seiner Auffassung liegt (S. 259) „lediglich eine falsche Begriffsbestimmung zugrunde“, und es werden an diese Feststellung nicht die Werturteile geknüpft, durch die Rabl bei entsprechender Sachlage seine Gegner zu vernichten pflegt. Einen grossen Wert legt Rabl auf die Verhältnisse bei Reptilien — gewiss mit Recht. S. 258 wird O. Hertwig der Vorwurf gemacht, dass er sich mit den Angaben Wenkebachs, Wills, Mitsukuris und Mehnerts nicht genügend auseinandergesetzt hätte. Nun sprechen aber die Untersuchungen Wills¹⁾ durchaus für die Gastrulation in zwei Phasen, und wir lesen denn auch S. 330, dass Rabl Will neben anderem „auch hinsichtlich des Schicksals des Urdarmsäckchens und vor allem seiner ventralen Wand nicht beistimmen“ kann. Wenkebach nimmt nach seinen Beobachtungen Rabl für sich in Anspruch. Er kann ihn (S. 257) nicht als Anhänger Hubrechts und Keibels gelten lassen, er könnte das auch dann nicht, „wenn er sich selbst auf die Seite seines ehemaligen Lehrers stellen sollte“. Schauinsland, der nach seinen Untersuchungen an Sauropsiden, auch an Hatteria, sich durchaus dafür ausspricht (S. 336), dass bei den Vorgängen, welche ich früher als zweite Phase der Gastrulation bezeichnet habe, nur Chorda und Mesoderm geliefert wird, sucht er für sich in Anspruch zu nehmen. — Für seine Auffassung beruft sich Rabl Hertwigs Untersuchungen an der Natter gegenüber,

¹⁾ Born referiert das Ergebnis der Willschen Arbeit in den Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgesch., Bd. 2, 1892: Beim Gecko wird „die gesamte dorsale Wand der umfangreichen Urdarmeinstülpung (mit Ausnahme des vorderen Endes derselben) zur Bildung des gastral Mesoderms, sowie der Chorda aufgebraucht.“ Überhaupt mache ich den Leser auf die Bornschen Aufsätze im 1. und 2. Bande der Ergebnisse aufmerksam, falls er sich für die historische Entwicklung der Gastrulationsfrage interessiert.

dann „vor allem“ auf seine Untersuchungen an Hatteria. Mit einigem Erstaunen erfährt man aber später (S. 337), dass ihm die Kenntnis der entscheidenden Stadien, „jener Stadien, die der Einstülpung und dem Durchbruch des Urdarmsäckchens vorausgehen“, fehlt.

Übrigens stimmt, wie ich an einigen Stellen zeigen will, auch van Beneden nicht so ganz mit Rabl überein und muss sich eine Richtigstellung in ziemlich apodiktischer Weise gefallen lassen. Vorher aber sei hier noch ein merkwürdiges Bekenntnis hervorgehoben. Rabl sagt (S. 395) mit Bezug auf die Arbeit van Benedens und seine eigenen früheren Arbeiten: „Es kann nicht geleugnet werden, dass die Beweise, die van Beneden für seine Ansicht bringt, dass der Kopffortsatz ein Homologon des Urdarms sei, nicht unbedingt beweisend waren, und was meine eigenen Arbeiten über diesen Gegenstand betrifft, so muss ich zugeben, dass nur derjenige, der sich die Mühe nahm, meine Figuren sorgfältig und gewissenhaft zu studieren und dabei zugleich die Zahl der Zellen des Kopffortsatzes mit denen der Chordaplatte und der Chorda späterer Stadien zu vergleichen, sich von der Richtigkeit meiner Auffassung überzeugen konnte und musste.“

Doch nun zu der Beurteilung van Benedens durch Rabl. Van Beneden hatte angegeben, dass seine „Plaque lécitho-enterique einer Resorption amheimfalle“. Diese Auffassung hält Rabl (S. 203) für „durchaus unhaltbar“. Er tröstet sich damit, dass es sich vielleicht bei van Beneden nur um einen „Fehler im Ausdruck“ handelt.

Auch die Darstellung, welche van Beneden von Lieberkühns Chordakanal gibt, ist nach Rabl „unrichtig“ (S. 217).

Die Beschreibung, welche van Beneden an verschiedenen Stellen vom Kopffortsatz gibt, hält Rabl für falsch und kann van Benedens Auffassung „nicht teilen“.

Hätten Hubrecht oder ich entsprechende Angaben gemacht, so wäre ja freilich die Beurteilung noch ganz anders ausgefallen. Ein Beispiel dafür. Van Beneden hat versucht, eine Urform der Chordaten und Urochordaten zu konstruieren. „Hubrecht hat.“ wie Rabl selbst sagt (S. 204), „eine ganz ähnliche Hypothese entwickelt.“ Bei van Beneden erhofft Rabl (S. 206) weitere Aufschlüsse „über diese interessante und bestrickende

Theorie“. Hubrechts Theorie kann er nicht schlecht genug machen (vergl. S. 247).

Ich hätte ja zu Rabls Arbeit noch manches andere zu bemerken, ich glaube aber, das Gesagte wird genügen, um zu zeigen, dass Rabls Angaben, Schlussfolgerungen und Urteile — ich will von der Form hier ganz absehen — nicht ohne Nachprüfung hingenommen werden dürfen, wenn sich der Leser ein richtiges Urteil über die Theorien der Gastrulation und ein gerechtes Urteil über die Arbeiten, welche zu anderen Ergebnissen geführt haben, wie Rabl sie vertritt, bilden will. Zum Schlusse lasse ich hier die Figuren 11a—c von Rabl (S. 441) abdrucken, welche Rabl für frühe Stadien der Säugetierentwicklung gibt.

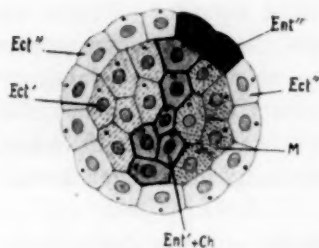


Fig. 11 a

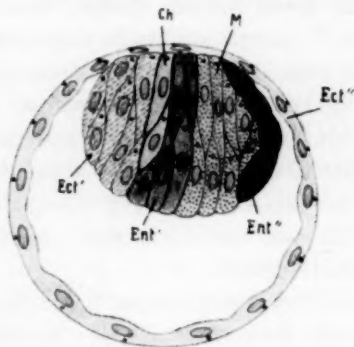


Fig. 11 b

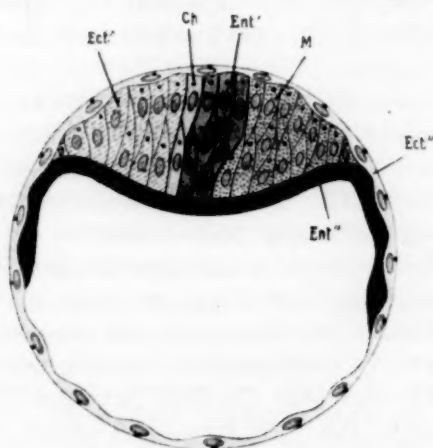
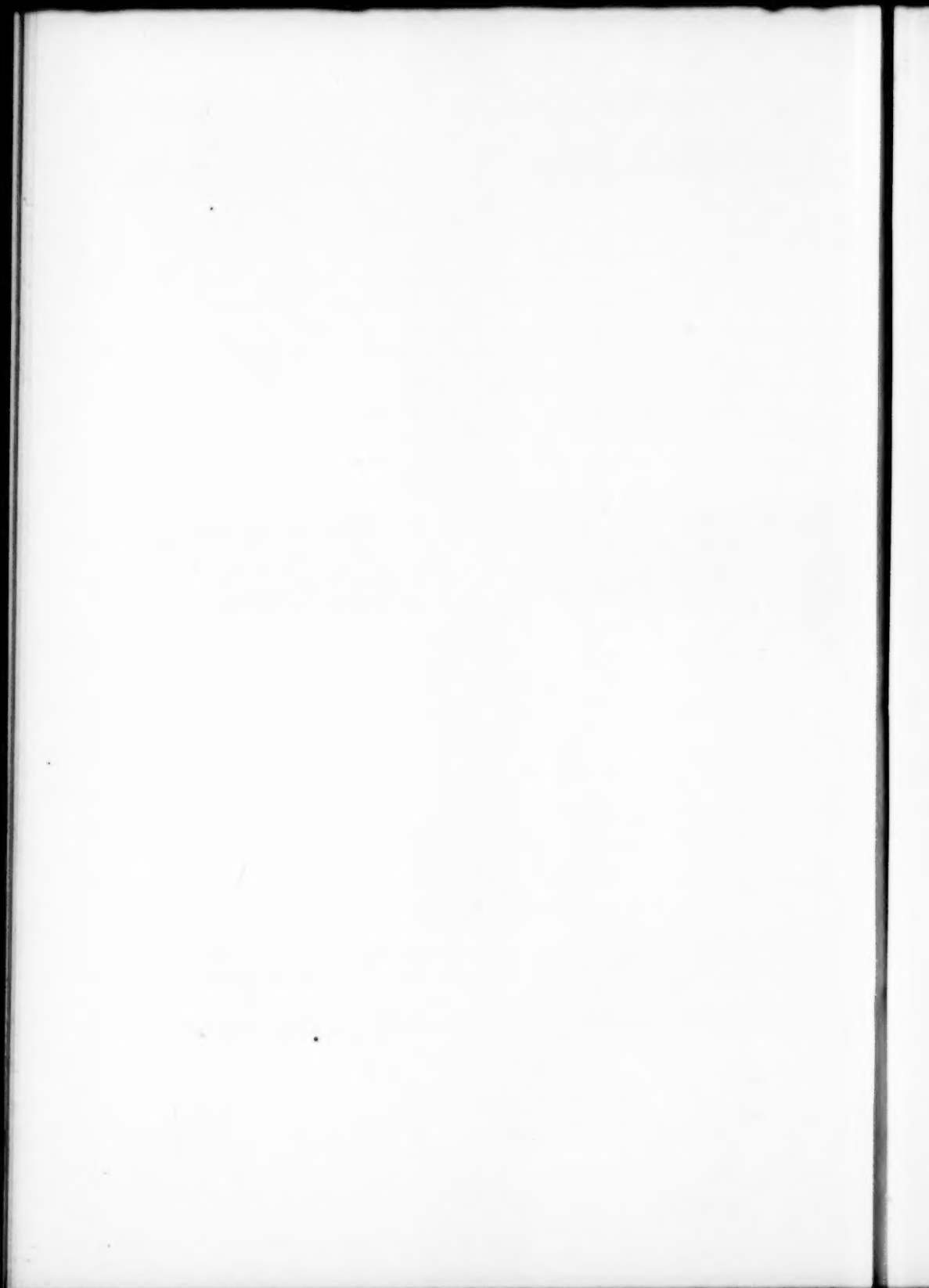


Fig. 11 c

Es kann meiner Meinung nach keine besseren Schemata für eine erste Phase der Gastrulation geben. Nach Rabl liegen die Zellen, welche später bei Säugern das Epithel des Dottersackes und nach seiner Ansicht unbedeutende, nach meiner die wesentlichen Teile des Darmepithels und seiner Drüsen bilden, im Stadium der Van Benedenschen Metagastrula im sogenannten Van Benedenschen Blastoporus. Sie wandern von dort an die ventrale Seite der Embryonalanlage, wo sie sich später ausbreiten. Wenn man nicht eine typische Invagination für die Charakterisierung des Gastrulationsvorganges verlangt, und wie kann man das, da doch das Vorkommen von Immigrationsgastrulae und von Delaminationsvorgängen unbestreitbar ist — so sehe ich nicht ein, wie man den von Rabl geschilderten, freilich hypothetischen Vorgang nicht als einen Gastrulationsvorgang auffassen darf.



Über den Wandungsbau der Arterien, insbesondere die Struktur des elastischen Gewebes bei Anamnien und Sauropsiden.

Von

Ortwin Reinecke.

Inhalt.

	Seite
I. Literarisches:	
1. Über feinere elastische Faserstrukturen	16
2. Allgemeines über Arterienwandungen	19
II. Eigene Untersuchungen:	
1. Material, Methoden, Nomenklatur	23
2. Arterienwandungen bei Fischen	25
3. Arterienwandungen bei Amphibien	29
4. Arterienwandungen bei Reptilien	48
5. Arterienwandungen bei Vögeln	60
III. Zusammenfassung und Ergebnisse	69
IV. Tafelerklärungen	75
V. Literaturangaben	76

I. Literarisches.

Über den histologischen Bau der Arterienwandungen und die Beziehungen, die zwischen Bau und Funktionen der Blutgefäße bestehen, hat sich in neuerer Zeit eine reichliche Literatur angesammelt. Unter den zahlreich erschienenen Arbeiten befinden sich auch einige, die sich im besonderen mit den feineren Strukturen, die das elastische Gewebe in den Arterienwandungen zu bilden vermag, beschäftigen und durch eine ganze Reihe neuer Befunde die Wichtigkeit dieser Verhältnisse für den Gesamtbau der Gefäße darlegen. Aber die bisher darüber vorliegenden Arbeiten beschränkten sich alle auf Säuger-, insbesondere menschliche Arterien. Es erscheint daher nicht wenig verlockend, diese Verhältnisse nun auch bei niedriger stehenden Vertebraten, deren Blutbahnen noch auf einer primitiveren Entwicklungsstufe stehen, als die der höheren Säuger, zu untersuchen und dabei zugleich auch einen Beitrag zur allgemeinen Histologie der Wirbeltierarterien zu liefern, über die bisher nur erst sehr wenige Arbeiten

vorliegen. Dieses Ziel war den Untersuchungen gesteckt, über deren Ergebnisse in folgendem berichtet werden soll.

Als Einleitung zunächst einiges Literarisches. Von den am Schluss im Literaturverzeichnis aufgeführten Arbeiten beziehen sich auf unser spezielles Thema, die feinere Struktur des elastischen Gewebes, die Veröffentlichungen von Schiefferdecker, Grünstein, Dürck, Rothfeld und besonders von Bonnet. Ferner befassen sich mit den Arterienwandungen der Vertebrata non mammalia die Abhandlungen von Suchard, Dragendorf und besonders von Argaud. Beginnen wir also mit einer Darstellung der Ergebnisse dieser beiden Gruppen von Arbeiten.

1. Über feinere elastische Faserstrukturen.

Die ersten einschlägigen Angaben über die feinere Struktur des elastischen Gewebes finden sich bei Schiefferdecker. Er teilt 1896 in einem Vortrage über den Bau der Wandungen der Blutgefäße die elastischen Elemente der Media, die ja fast ausschliesslich in Frage kommt, ein

- I. in solche, welche mehr konzentrisch verlaufen: konzentrische Fasern bezw. Fasernetze oder Lamellen, und
- II. solche, welche die konzentrischen miteinander verbinden: Verbindungsfasern. Diese verlaufen nun entweder
 - a) mehr in der Querschnittsebene des Gefässes: querverlaufende Verbindungsfasern, oder sie verlaufen
 - b) mehr parallel zur Längsachse des Gefässes: längsverlaufende Verbindungsfasern.

Die querverlaufenden Fasern teilt er weiter

1. „in die radiären Fasern, welche über mehrere konzentrische Fasern hin mehr oder weniger in radiärer Richtung verlaufen und die konzentrischen elastischen Bildungen auf weite Entfernung hin untereinander und namentlich auch mit den beiden Elastiken in Verbindung setzen und
2. in mehr schräg verlaufende Fasern, die die benachbarten konzentrischen Bildungen mehr in der Querschnittsebene verbinden.“

Der Begriff der radiären Fasern findet sich hier also schon völlig klar angewendet.

Grünstein, ein Schüler Schiefferdeckers, übernimmt ihn in seiner im gleichen Jahre im „Archiv für mikroskopische Anatomie“ veröffentlichten Arbeit. Ausserdem befindet sich bei ihm noch folgende Anmerkung über die Iliaca communis eines 50jährigen Mannes: „Auf Längsschnitten sieht man an vielen Stellen von der Adventitia aus eigentümliche, bald dickere, bald dünnere Zapfen von elastischem Gewebe in die Media hineinragen. Diese Zapfen werden dann durch bogenförmige, mit der Convexität nach der Media

hinstehende elastische Fasern miteinander verbunden, wodurch die in der Nähe der Adventitia liegende Muskulatur der Media in einzelne Abschnitte getrennt wird.“ Ausser in diesem Falle findet er diese Bildung nur noch einmal in der *Iliaca communis* eines 17jährigen Mädchens.

Diesen Angaben gegenüber verhält sich v. Ebner in der von ihm besorgten 6. Auflage von v. Köllikers „Handbuch der Gewebelehre des Menschen“ sehr skeptisch. In Anbetracht der Tatsache, dass sich eine Arterie vermöge ihrer Elastizität beim Herauspräparieren aus der Leiche verkürzt, während zugleich der Umfang zunimmt, hält er es für begreiflich, „dass bei so komplizierten Spannungsänderungen die Gewebelemente verschoben werden und dass dabei auch „Radiärfasern“ auftreten können, die in vivo sicher nicht vorhanden sind.“

Dagegen macht Dürck 1907 eine Mitteilung über das Vorkommen nicht nur einzelner Radiärfasern, sondern sogar ganzer Netzwerke, die durch sie gebildet werden. Sie verlaufen über kürzere oder weitere Strecken der Media, ja von einer *Elastica* zur andern. Deutlich erkennt er ihren Ansatz und verfolgt, wie sie dann straff gespannt radiär einstrahlen. Er hält dieses Zusammenhängen der gesamten elastischen Elemente für eine gute Stütze der Bonnetschen Ansicht, dass *Elastica interna* wie *externa* zur Media gehören und dass es am zweckmässigsten ist, die alte Einteilung der Gefässhäute in Intima, Media und Adventitia ganz fallen zu lassen zugunsten der Bezeichnungen Endothelrohr und perithele Gefässwand. Die physiologische Wirksamkeit der Radiärfasern denkt Dürck sich so, dass sie vermöge ihrer Elastizität automatisch als Gegenspieler der sich auf vasomotorischen Nervenreiz kontrahierenden Muskulatur wirken. Lässt die Kontraktion der Ringmuskulatur nach, so suchen die Radiärfasern selbsttätig in ihre Ruhelage zurückzukehren und bewirken so eine Lumenerweiterung des Gefässes. Im selben Jahre berichtet auch Bonnet selbst noch über die feinere Struktur des elastischen Gewebes und spricht sich dahin aus, dass das gesamte elastische Gewebe der Arterienwandungen als einheitliches Gerüstwerk überall miteinander in Verbindung stehe. Insbesondere macht er Mitteilungen über die von ihm entdeckten Bogen- und Gabelfasern: die Bogenfasern, besonders schön entwickelt in der *A. lienalis*, ziehen sich auf Querschnitten durch längere Strecken mit gegen das Gefässlumen gerichteter Konkavität von einer Faltenkuppe der *Elastica interna* zur andern. Sie wirken bei der Flächenspannung der Gefässe und sind gut nur an Schnitten durch in Systolestellung fixierte Gefässe zu beobachten. Die Gabelfasern dagegen entspringen an der Innenfläche der *Elastica externa* und entstehen durch Teilung einer wechselnd langen und dicken Faser. Ihre verschiedenen langen und bogenförmig geschwungenen Schenkel richten ihre Konkavität stets gegen das Gefässlumen und inserieren an inneren, diesen näher gelegenen elastischen Platten oder an der *Elastica interna* selbst. Sie sind ebenso wie die Radiärfasern vorwiegend mit der Dickenspannung der Gefässe betraut.

Infolge der Dürckschen Veröffentlichung schenkte man den Radiärfasern nun grössere Beachtung, und in der Literatur begann sich dafür die Bezeichnung „Dürcksche Fasern“ einzubürgern. Das veranlasste 1911 Rothfeld zu einer Richtigstellung auf Grund der Literatur. Zugleich gibt

er eine Einteilung der radiären Faserelemente nach ihrer Herkunft. Er unterscheidet:

1. feinere radiäre Fasern, die von der *Elastica externa* oder der innersten Schicht der *Adventitia* direkt als solche abgehen und gleich einen radiären Verlauf annehmen (Schiefferdecker, Grünstein, Dürk), und
2. solche, welche von einem mit den elastischen Elementen der *Adventitia* in Zusammenhang stehenden Knäuel ihren Anfang nehmen, und
3. welche vom Zerfall einer dicken, durch die *Media* radiär verlaufenden Faser herrühren.

Bonnet berichtet 1912 über den Bau der Arterienwand unter besonderer Berücksichtigung des elastischen Gewebes, für das er nach Triepels Vorschlag die Bezeichnung „gelbes Bindegewebe“ gebraucht. In seinen Ausführungen legt er besonderes Gewicht auf die physiologischen Bedingungen, denen der Arterienbau in seinem Verlaufe vom Herzen bis zu den Kapillaren von Strecke zu Strecke in ständigem Wechsel unterliegt. Ihnen kommt die den Wandungsbaue beeinflussende und gestaltende Kraft zu. Deshalb hält er es für gerechtfertigt, die bisher übliche rein topographische und durchaus nicht allgemein durchführbare Nomenklatur fallen zu lassen zugunsten einer auf physiologische Gesichtspunkte gestützten Bezeichnungsweise, die nach seiner Meinung den wechselnden Bau der Arterien verständlicher macht. Demgemäss scheidet er die Wandungen in drei nach ihrer physiologischen Funktion verschiedene Teile, nämlich

1. in das Endothelrohr, das den Stoffaustausch vermittelt und die Blutgerinnung verhindert,
2. in die eigentliche Gefässwand, die perithelale Wand im topographischen Sinne oder die *Accessoria* (Schiefferdecker); sie umfasst die subendotheliale oder streifige Lage, die *Elastica interna*, *Musculo-elastica* und die *Elastica externa* der Autoren. Sie regelt die Blutbewegungen. Ihr Bau ist bedingt durch funktionelle Anpassung an die von innen wirkenden hämodynamischen Kräfte und die das Arterienrohr von aussen her beeinflussenden mechanischen Bedingungen.
3. in das die Arterienwand an die Umgebung festheftende Gemisch von gewöhnlichem und gelbem Bindegewebe, die *Externa*, *Adventitia* oder *Conjunctiva*, wie man sie ihrer funktionellen Leistung nach vielleicht am besten bezeichnet. Sie wird charakterisiert durch den Mangel an glatter Muskulatur, der allein für ihre Abgrenzung von der *Accessoria* massgebend ist.

Die Radiärfasern teilt Bonnet ein in solche, die

1. entweder nur zwischen benachbarten elastischen Lamellen, oder
2. durch die ganze Dicke der *Accessoria* von der *Elastica interna* bis zur *Elastica externa*, oder
3. nur bis zu der der *Elastica interna* zunächst gelegenen Lamelle ausgespannt sind.

Über die Gabelfasern macht er noch die Bemerkung, dass sie nicht nur die Dicken-, sondern auch die Flächenspannung der *Accessoria* beeinflussen. Auch sollen sie oft spalierbaumartig verzweigt erscheinen. Sie würden dann

einen Übergang zu den von Rothfeld beschriebenen Radiärfasern bilden, die durch Zerfall einer dicken, durch die Media radiär verlaufenden Faser herrühren sollen.

Fassen wir nun kurz die hier zusammengestellten Ansichten zusammen, so lässt sich zunächst sagen, dass ihnen gegenüber die Bedenken v. Ebners, es könne sich bei den Radiärfasern und ähnlichen Gebilden um Kunstprodukte handeln, hinfällig erscheinen. Die Einteilung der nicht konzentrischen elastischen Elemente zeigt folgendes Bild. Ihre weitaus grösste Masse verläuft in der Hauptsache in radiärer Richtung und wird demgemäss als Radiärfasern bezeichnet. Von Schiefferdecker, Grünstein und Bonnet werden diese zunächst übereinstimmend gegliedert in solche, die nur benachbarte elastische Lamellensysteme in annähernd radiärer Richtung verbinden. Diesen verhältnismässig kurzen Fasern setzt dann Schiefferdecker alle die übrigen zahlreichen Modifikationen gegenüber, die die elastischen Lamellensysteme auf weitere Strecken in radiärer Richtung verbinden, während Bonnet diese noch weiter einteilt in solche, die die gesamte Accessoria durchmessen und solche, die nur die *Elastica interna* mit den zunächst liegenden Lamellensystemen verbinden. Alle diese Gattungen zusammen setzt Rothfeld als „feinere elastische Fasern“ den büschelförmig an der *Elastica externa* entspringenden und den aus dem Zerfall einer einzelnen starken Radiärfaser entstehenden gegenüber, während Dürck nur die von Rothfeld unter 1) zusammengestellten Fasern erwähnt und auf ihre weitere Gliederung nicht eingeht. Ausserdem unterscheidet Bonnet noch die Bogenfasern und die Gabelfasern, die eine spalierbaumartige Abänderung erfahren können, und endlich berichtet Grünstein über zwei Fälle von bogenförmigen Fasern longitudinalen Verlaufs, die an der *Elastica externa* an einem Zapfen entsprangen und ihre Konvexität der Media zukehrten, denen er aber weiter keine nähere Bezeichnung zulegte.

2. Allgemeines über Arterienwandungen.

Nach diesen Erörterungen über die Kenntnis der Radiärfasern wollen wir zu den Arbeiten übergehen, die sich auch mit Arterien der Anamnioten und Sauropsiden befassen. Hier sind drei Autoren zu nennen, Suchard, Argand und Dragendorf. Dragendorf beschreibt die besonders in den Amphibien- und Reptilienarterien auftretenden, in das Gefässlumen hineinragenden Wulstbildungen, die beim Abgange von Gefässen in den Hauptgefässen entstehen und sehr verschiedenartig gestaltet sein können. Da er aber auf die Histologie der betreffenden Gefässe nicht eingeht, kommt seine Arbeit für unsere Zwecke nur erst in zweiter Linie in Betracht. Ähnlich liegt es mit der Arbeit von Suchard, die spezielle Verhältnisse, insbesondere die Brückeschen Klappenbildungen bei einigen Amphibien untersucht. So bleibt denn als hauptsächlichliche Stütze die Arbeit von Argand, die freilich auch derart umfassend und gut ist, dass sie für unsere Zwecke vollauf genügt. Er beschreibt in ihr die Arterienwandungen von Vertretern der Mollusken und sämtlicher Wirbeltierklassen aufwärts bis zum Menschen. Da er zugleich auch eine sehr erschöpfende, bis auf Aristoteles und Hippokrat zurückgehende

historische Übersicht über die Kenntnis vom Bau der Arterienwandungen gibt, so möge hiermit auf diese Arbeit ausdrücklich hingewiesen werden als der vollständigsten, die uns über den Bau von Arterienwandungen bekannt geworden ist.

Da für unsere eigenen Untersuchungen in dieser Arbeit von Argaud der natürliche Stützpunkt gegeben ist, wollen wir ihre Ergebnisse, soweit sie für uns von Wichtigkeit sind, im folgenden mitteilen.

Argaud findet bei den Mollusken keinerlei echte elastische Substanz, dafür aber eine Gewebsart, die zwar alle die physikalischen Kennzeichen der elastischen Fasern besitzt, aber nicht deren Färbungsreaktionen. Die Muskulatur der Media besteht aus quergestreiften Muskelfasern.

Bei den Cyclostomen fehlt die elastische Substanz ebenfalls noch. Sie erscheint in der Wirbeltierreihe erst bei den Selachiern und bildet in Form von elastischen Fäserchen dort das vorherrschende histologische Element in der Media der Fischarterien. Elastische Lamellen dagegen kommen nur im Truncus arteriosus einiger Arten vor. Die Muskelfasern sind bei den Fischen, wie überhaupt bei den Wirbeltieren, glatt.

Bei den Lurchen fehlen die konzentrischen Lamellen vollständig. Hier gibt es nur ein Netzwerk von Fasern und Fäserchen, in dessen Maschen die Muskelfasern eingeschlossen sind.

Die grösseren Arterien der Reptilien und Vögel gehören in ihren proximalen Teilen zum elastischen Typ. Bei den Reptilien geht der Übergang vom elastischen zum muskulösen Typ in diesen Hauptgefässen sehr langsam vor sich, in den Eingeweidearterien dagegen sehr schnell und schroff. Bei den Vögeln ist er auch in der Aorta schroff und nur in den Carotiden und Flügelarterien allmählich und langsam.

Beim menschlichen Embryo tritt das elastische Gewebe nach Argaud schon im dritten Monat auf, besitzt dann aber, ähnlich wie bei den Mollusken, nur erst dessen physikalische Eigenschaften, aber noch nicht dessen Färbbarkeit. Der Übergang vom elastischen zum muskulösen Typ geht bei den Säugern langsam vor sich in den grossen und den Extremitätenarterien, sehr plötzlich dagegen in den Eingeweidearterien. Die Stärke der elastischen Elemente der Adventitia steht immer im umgekehrten Verhältnis zu denen der Intima.

Nach Argaud können in allen drei Tuniken der Arterienwandung längsverlaufende glatte Muskelfasern vorkommen, also auch in der Adventitia, teils einzeln, teils zu Bündeln zusammengeschlossen, und zwar in erheblich grösserer Anzahl, als gewöhnlich beschrieben wird. Ja in manchen Arterien, z. B. der Iliaca primitiva, bilden sie in der Adventitia richtige zusammenhängende Lagen, die an Breite der Media gleichkommen können.

Liegt eine Arterie einem weichen Organ auf, z. B. einem Muskel oder einem Eingeweide, so zeigt der anliegende Teil der Gefässwandung eine Verringerung der Dicke, ist sie auf einem festen Widerlager, einem Knochen oder Knorpel, festgeheftet, so können an der Anheftungsstelle die Muskelfasern und das elastische Gewebe sogar vollständig verschwinden.

Der Reichtum eines Gefässes an elastischen Fasern kann als Maßstab für den Blutdruck gelten, da diese beiden im direkten Verhältnis zueinander stehen.

Auf Grund seiner Untersuchungen versucht Argand eine neue Einteilung der Arterien, die die alte, von Ranvier aufgestellte, in solche vom elastischen und muskulösen Typ bedeutend erweitert. Er unterscheidet:

A. Arterien ohne elastische Elemente. Als Ersatz für die elastischen Fasern findet sich eine Art von schwachen, hyalinen, lichtbrechenden Fasern, die sich verzweigen und miteinander anastomosieren wie die elastischen Fasern, aber nicht deren elektive Farbreaktionen (Affinität zum Orcein und Resorcinfuchsin) besitzen.

1. Arterien mit gestreiften Muskelfasern. Hierher gehören die Arterien der Cephalopoden.

2. Arterien mit glatten Muskelfasern. Nur bei den Cyclostomen.

B. Arterien mit elastischen Elementen.

1. Muskulöser Typ. Hier herrscht in der Media die glatte Muskulatur vor, die nur von sehr spärlichen und schwachen elastischen Fäserchen durchzogen wird, so dass die *Elastica interna* die einzige stark hervortretende elastische Bildung ist.

2. Elastischer Typ. Hier herrscht das elastische Gewebe vor, und zwar in Gestalt starker konzentrischer Lamellen, die die gesamte Media durchziehen und an Stärke der *Elastica interna* ganz oder doch annähernd gleichkommen.

3. Arterien vom gemischten Typ. Hier sind Muskulatur und elastisches Gewebe ziemlich gleich stark verteilt. Die *Elastica interna* ist deutlich breiter und stärker als die übrigen, meist in Form von Netzwerk auftretenden elastischen Elemente der Media. Er tritt da auf, wo elastische Gefässe allmählich zum muskulösen Typ übergehen.

4. Arterien vom hybriden Typ. Hierher gehören diejenigen Arterien, deren Media in ihrer histologischen Ausbildung eine Zweiteilung zeigt: einen innen gelegenen Teil vom muskulösen Typ, der als konzentrische Lage, als Sektor oder auch unregelmässig begrenzt auftreten kann, und eine äussere Lage vom elastischen Typ. Dieser hybride Typ zeigt sich überall dort gut ausgebildet, wo eine Arterie vom elastischen schroff und plötzlich gleich zum muskulösen Typ übergeht, weniger deutlich, wenn eine noch an elastischen Elementen reiche Arterie vom gemischten Typ plötzlich zum muskulösen wechselt.

5. Arterien vom aberranten Typ. Hierin fasst Argand alle Arterien zusammen, die grösseren funktionellen Abänderungen unterliegen, wie die A. uterina, A. umbilicalis u. a. mehr.

Man erkennt aus dieser Einteilung, dass der elastische und muskulöse Typ Anfangs- und Endform darstellt, der hybride und gemischte dagegen Übergangsformen, die sämtlich fließen, d. h. ohne Sprung ineinander übergehen. Über die Art dieser Übergänge stellt Argand ein Schema auf, das wir als Schluss unseres Referates hier noch mitteilen wollen, da die von ihm angewendete Bezeichnungsweise eine grössere Kürze in der Beschreibung erlaubt.

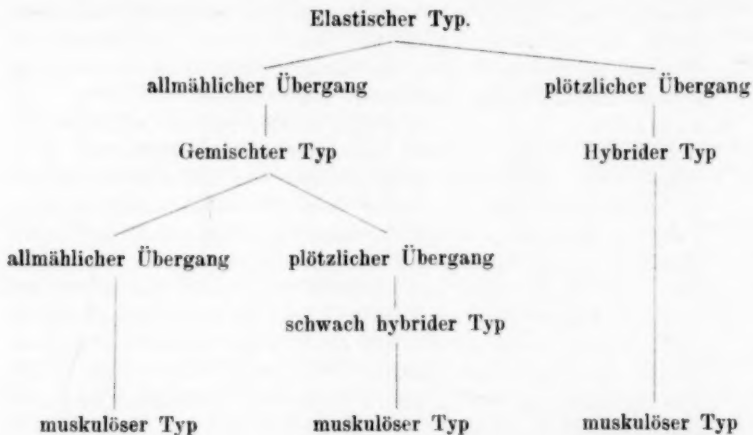
Argand unterscheidet zwischen allmählichem und plötzlichem Übergang.

Beim allmählichen Übergange werden die Lamellen der elastischen Media hier und dort von Inseln glatter Muskelfasern unterbrochen, in denen sich die Lamellen aufspalten und allmählich immer weiter auflösen, erst in Fasern, dann in Fäserchen. Parallel hiermit geht das Abnehmen des Bindegewebes. Derartige Muskelinseln werden distalwärts immer häufiger, sodass schliesslich eine zusammenhängende Muskularis entsteht, in der ein wirres Netzwerk feinerer und gröberer elastischer Fasern eingeschlossen liegt. Dann ist der gemischte Typ erreicht.

Dieses dichte und wirre Netzwerk wird langsam schwächer und dürrtiger. Zugleich nehmen die Muskelfasern noch mehr zu und das spärliche Bindegewebe verschwindet ganz. Schliesslich wird das elastische Netzwerk so dünn, dass die Fäserchen auf den einzelnen Schnitten isoliert erscheinen. Damit ist der muskulöse Typ erreicht.

Anders sieht der plötzliche Übergang aus. Hier taucht in der Nachbarschaft der *Elastica interna* plötzlich ein einzelnes Fleckchen Muskulatur auf, welches, distalwärts schnell wachsend, sich ausbreitet und schliesslich über den ganzen Umfang der Media sich ausdehnt. Dann ist ebenfalls der muskulöse Typ erreicht.

Die aus diesen beiden Übergangsformen sich ergebenden möglichen verschiedenen Zusammenstellungen zeigt das folgende Schema.



Zum Schluss der literarischen Erörterungen sei übrigens noch darauf hingewiesen, dass gleichzeitig mit Argand, aber offenbar unabhängig von ihm, Baum und seine Schüler bei der Untersuchung von Haustierarterien zu teilweise den gleichen Ergebnissen kamen wie Argand, die wir hier aber nicht weiter auführen können, weil sie über den Rahmen unserer Untersuchungen hinausgehen würden.

II. Eigene Untersuchungen.

1. Material, Methoden, Nomenklatur.

Die vorliegenden Untersuchungen erstrecken sich über die Klassen der Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel, und zwar derart, dass aus jeder Klasse ein Vertreter als Hauptuntersuchungsobjekt ausgewählt und einige weitere Vertreter zur Nachprüfung herangezogen wurden. Für die Wahl des Hauptvertreters war das Maß der Körpergrösse ausschlaggebend, da es wahrscheinlich erschien, dass die zu untersuchenden Verhältnisse sich bei grösseren Tieren in ausgeprägterem Maße finden würden, weil dort die hämodynamischen und mechanischen Kräfte beträchtlicher sind und ihr Ineinandergreifen und ihre Wirkungsweise auf die Blutbahnen sich verwickelter gestaltet als bei nur kleinen Organismen. Demgemäss wurden gewählt als Vertreter

der Selachier: *Acanthias vulgaris*, *Galeus canis*,

der Teleosteer: *Carassius auratus*,

der Amphibien: *Cryptobranchus japonicus*, *Rana esculenta*,

der Reptilien: *Iguana tuberculata* (*Lacerta agilis*, *Tropidonotus natrix*, *Pelias berus*),

der Vögel: *Anas boschas*, *Anser domesticus* (*Fulica atra*, *Columba domestica*, *Garrulus glandarius*, *Chloris chloris*).

Die technische Behandlung des Materials geschah in der Weise, dass die Gefässe aus den mit Chloroform getöteten Tieren herauspräpariert, mit Marken versehen und sogleich in absolutem Alkohol gehärtet, dann nach entsprechender Nachbehandlung in Paraffin von 63° Schmelzpunkt eingebettet wurden. Als zweckmässigste Schnittdicke hat sich für die vorliegenden Verhältnisse 10 μ herausgestellt. Dünnere Schnitte liessen nur allzuhäufig die Verfolgung des gesamten Verlaufes der Fasern nicht zu, da dieser durchaus nicht immer genau in der Querschnittsebene erfolgt. Die vorkommenden Abweichungen von ihr sind zwar nur gering, aber immerhin doch auf Schnitten von z. B. 5 μ Dicke merklich.

Als Färbemittel wurde für das elastische Gewebe ausschliesslich das Weigertsche Resorcinfuchsin verwendet, das sich dem Orcein sehr überlegen erwies. Freilich reichte die in Krauses Encyclopädie angegebene Färbungsdauer von 1/2 Stunde

zumeist nicht aus, um die zur Darstellung der feineren elastischen Elemente nötige Tiefe der Färbung zu bewirken, und sie musste deshalb sehr verschieden verlängert werden. Zumeist lagen die Schnitte über Nacht in der Farblösung. Eine halbe Stunde genügte im allgemeinen, um sie dann in 85 % igem Alkohol ausreichend zu differenzieren. Als Nachfärbungsmittel wurde durchgehend das Hansensche Pikrofuchsin verwendet, zur Kernfärbung gelegentlich Boraxkarmin in Stückfärbung und Alannkarmin in Schnittfärbung.

Mitunter erwies es sich als notwendig, die Gefäßstücke vor der Paraffineinbettung durch Zedernholzöl zu bringen. Das hatte trotz häufigen Paraffinwechsels bei der Einbettung den Nachteil, dass das Resorzinfuchsin nun nicht mehr elektiv das elastische Gewebe färbte, sondern in etwas schwächerem Maße auch das gewöhnliche Bindegewebe. Durch verlängertes Differenzieren in 85 % igem Alkohol und selbst in Salzsäurealkohol liess sich der Übelstand nicht beseitigen, bis der natürliche Ausweg eingeschlagen wurde, das noch in den Schnitten befindliche Zedernholzöl ihnen gleich zu Anfang des Färbeprozesses, nach dem Entparaffinieren in Xylol, durch längeren Aufenthalt in absolutem Alkohol zu entziehen. Hiernach pflegte die Färbung wieder normal vor sich zu gehen.

Nomenklatur. Mit der Nomenklatur wollen wir es im folgenden so halten, dass wir für die verschiedenen Tuniken der Arterien die Bezeichnungen von Bonnet-Schiefferdecker wählen, nämlich Endothel, Accessoria und Conjunctiva, und uns dabei an die von Bonnet gegebenen Definitionen halten. In der Bezeichnung der Gefäßtypen und Übergänge möchten wir Argaud folgen und ebenfalls dessen Definition übernehmen. Bei der Benennung der Radiärfasern und sonstigen feineren elastischen Faserwerke wollen wir uns wieder Bonnets und daneben auch Rothfelds Unterscheidungen zu eigen machen und der Kürze halber folgendermaßen schreiben:

R₁ sind Radiärfasern, welche nur zwischen benachbarten elastischen Lamellen,

R₂, die durch die ganze Dicke der Accessoria von der *Elastica externa* zur *Elastica interna*,

R₃, die von der *Elastica interna* (oder *externa*) aus nur bis zu der dieser zunächstliegenden Lamelle ausgespannt sind, ferner sind

R₄ solche, welche von einem mit den elastischen Elementen der Conjunctiva in Zusammenhang stehenden Knäuel ihren Anfang nehmen, und

R₅ solche, die vom Zerfall einer dicken, durch die Accessoria radiär verlaufenden Faser herrühren.

Weitere Bezeichnungen werden sich im Laufe der Arbeit noch ergeben.

2. Arterienwandungen bei Fischen.

Argand beschreibt bei den Fischen den Truncus arteriosus, die Radices aortae, die Aorta dorsalis und abdominalis und die A. caudalis von Acanthias für die Selachier und den Truncus arteriosus, die Aorta dorsalis und die darin vorkommenden Klappen von Chrysophrys aurata für die Teleosteer. Überall findet er die Elastica interna unmittelbar unter dem Endothel liegend. Die Media besitzt nur im Truncus Lamellen, sonst zeigt sie überall muskulösen Typ mit meist spärlichen elastischen Fasern. Während in der Aorta von Acanthias die Media als zusammenhängende Muskularis ausgebildet ist, mit dicht nebeneinander gelagerten Muskelfasern, besteht sie bei Chrysophrys in der Hauptsache aus Bindegewebe, in dem in der Nachbarschaft der Elastica interna einige zerstreute Muskelfasern liegen. Da eine Trennung von Media und Adventitia somit nicht besteht und eine Intima fehlt, stellt sich die Aorta Descendens als ein noch ganz primitives undifferenziertes Gefäß dar. Sonst enthält die Adventitia ziemlich lockeres Bindegewebe mit reichlichen elastischen Elementen. Überall dort, wo die Aorta descendens der Wirbelsäule anliegt, findet eine beträchtliche Verengerung der Wandungsdicke statt.

Unsere eigenen Untersuchungen beschränken sich bei den Fischen auf nur wenige Arterien, nämlich auf die Aorta descendens und je eine A. mesenterica von Acanthias vulgaris und Galeus canis bei den Selachiern und auf die Aorta descendens und Aorta caudalis von Carassius auratus bei den Teleosteern.

Acanthias vulgaris.

Bei Acanthias besitzt die mittlere Aorta in der freien ventralen Wandungshälfte eine geringe Bindegewebslage zwischen Endothel und Elastica interna. Die Accessoria ist teils zum hybriden, teils zum gemischten Typ zu rechnen, je nachdem sich in der weiten Wandung noch stärkere elastische Lamellen finden oder nicht mehr. Sie besteht zum grösseren Teile aus Muskulatur, jedoch ist neben den elastischen Elementen auch viel Bindegewebe vorhanden. Die elastischen Fasern sind grösstenteils Zirkulärfasern, es finden sich nur wenige Radiärfasern, nach

Bonnet R_1 und R_3 Fasern, so dass die eigentliche Netzbildung spärlich ist. Die Gewebelemente verlaufen alle konzentrisch, im Gegensatz zu den longitudinal angeordneten der *Conjunctiva*. Durch diese verschiedene Faserverlaufsrichtung sind die beiden Tuniken auch dort gut getrennt, wo sich keine elastischen Lamellen an der Grenze der *Accessoria* mehr finden. Die *Conjunctiva* besitzt eine beträchtliche Mächtigkeit.

Dagegen fehlt der dorsalen, an die* Wirbelsäule festgehefteten Wand der mittleren Aorta eine *Accessoria* vollständig. Die an das Perichondrium sich anschliessende, nur noch sehr schwache Wandung ist rein bindegewebig, mit sehr spärlich eingelagerten elastischen Längsfasern. Sie ist also lediglich *Conjunctiva*. Elastische Faserwerke kommen nicht vor. Sogar die *Elastica interna* fehlt.

Die *A. mesenterica* wurde in ihrem mittleren Verlaufe untersucht. Sie gehört dem muskulösen Typ an. Die *Elastica interna* liegt unmittelbar unter dem Endothel. Die *Accessoria* besteht aus zwei Lagen, einer inneren, konzentrisch angeordneten Muskularis mit wenigen Zirkulär- und Radiärfasern von der Art R_1 und R_3 , in der sich Netzbildungen nur in sehr beschränktem Maße finden, und einer äusseren, longitudinal verlaufenden Schicht von einzeln oder in Bündeln in Bindegewebe und elastische Elemente eingelagerten Muskelfasern. Diese äussere Schicht der *Accessoria* geht ohne feste Abgrenzung allmählich in die *Conjunctiva* über. Die *Conjunctiva* ist hier aussergewöhnlich mächtig.

Galeus canis.

Bei *Galeus canis* zeigt die mittlere Aorta in der freien, ventralen Wand einen ähnlichen Zwittertyp wie bei *Acanthias*. In der sonst rein konzentrischen, muskulösen und bindegewebsfreien *Accessoria* treten gelegentlich noch elastische Lamellen auf, die der *Elastica interna* an Stärke durchaus nicht nachstehen, obwohl die Durchschnittsstärke der Fasern nur noch gering ist. Die elastischen Elemente bilden ein üppiges Netzwerk aus den Lamellenresten, zahlreichen Zirkulärfasern und noch zahlreicheren Radiärfasern, die hier als R_1 , R_2 und R_3 Fasern vorkommen, häufig auch wie Gabelfasern erscheinen. Doch scheinen echte Gabelfasern hier noch nicht vorzukommen, vielmehr dürfte es sich um Zirkulärfasern handeln, die durch eine gestraffte Radiär-

faser an der Insertionsstelle aus ihrer ursprünglichen Lage heraus und nach aussen zu gezogen werden. Zwischen Endothel und *Elastica interna* ist wieder eine schmale Lage Bindegewebe eingelagert. Die *Conjunctiva* besteht aus longitudinalem Bindegewebe von grosser Mächtigkeit. Sie ist infolge der verschiedenen Faserverlaufsrichtung von der *Accessoria* scharf getrennt. Muskelfasern enthält sie nicht mehr, ist also echte *Conjunctiva*. Die innersten, sehr starken elastischen Längsfasern bilden gegen die *Accessoria* zu eine Art *Limitans externa*.

Die dorsale, an die Wirbelsäule festgeheftete Wand besitzt im Gegensatz zu der von *Acanthias* noch eine dünne *Accessoria*. Sie zeigt einen merkwürdigen Aufbau. Unter dem Endothel fehlt zunächst die *Elastica interna*. Sobald nämlich die Aortenwand sich auf die Wirbelsäule auflagert, wird die *Elastica interna* dünner und dünner und verschwindet schnell für die Beobachtung. In einem Falle konnte auch ein unter Körnchenbildung stattfindendes Verschwinden festgestellt werden, d. h. die *Elastica interna* löst sich in ein Netz elastischer Längsfasern auf, deren Querschnitte als kleine runde Körnchen erscheinen. Es scheint daher auf das Endothel sogleich die an Breite stark reduzierte *Accessoria* zu folgen, deren konzentrische Gewebelemente dicht aneinandergedrängt liegen: neben Bindegewebe und spärlichen schwachen Zirkulärfasern auch sehr schmale Muskelfasern, deren langgestreckte Kerne häufig deutlich zu erkennen sind. Dann kommt die *Conjunctiva* als gleichschwache Lage aus Bindegewebe und zahlreichen elastischen Längsfasern, und darauf erst das Perichondrium der Wirbelkörper.

Die *A. mesenterica* wurde kurz nach ihrem Abgange von der Aorta untersucht. Sie ist von muskulösem Typ und besitzt eine geschlossene, bindegewebsfreie *Accessoria*. Die *Elastica interna* liegt unmittelbar unter dem Endothel. In der *Accessoria* herrscht wieder eine starke Netzbildung, noch stärker als in der Aorta descendens, allerdings mit dem Unterschiede, dass hier die elastischen Elemente weit zierlicher und schwächer sind als in der Aorta descendens. Hier finden sich neben den zahlreichen R_1 und R_3 Fasern auch die langen R_2 Fasern, die die gesamte *Accessoria* durchspannen, häufig in grösserer Zahl dicht nebeneinander. Die *Conjunctiva* ist von beträchtlicher Mächtigkeit und besteht aus longitudinalem Bindegewebe mit ein-

gelagerten elastischen Längsfasern, die gegen die Accessoria auch hier eine Art Limitans externa bilden. Longitudinale Muskelfasern kommen dagegen in ihr nicht vor.

Carassius auratus.

Sehr schwach und nur wenig differenziert sind die Wandungen der Aorta descendens und Aorta caudalis von *Carassius auratus*. Sie bestehen in der Hauptsache aus Bindegewebe. Die dünne *Elastica interna* scheint sich nicht, wie bei den Haien, nur auf die ventrale Gefäßwand zu beschränken, sondern einen auch dorsal geschlossenen Ring zu bilden. Radiärfasern finden sich hier garnicht.

Zusammenfassung.

Die untersuchten Haifischerarterien zeigen folgende Eigentümlichkeiten. In der Aorta ist zwischen Endothel und *Elastica interna* noch eine schwache Lage Fibrillengewebe eingeschaltet, in den *A. mesentericae* nicht. Die Aorten gehören in ihren mittleren Teilen einem Übergangstyp an, den man bald als gemischten, bald als hybriden bezeichnen möchte. Die *A. mesentericae* dagegen sind muskulös oder doch nahezu muskulös. In den Aorten finden sich die kurzen Radiärfasern und Netzbildungen, bei *Galeus* stärker als bei *Acanthias*. In den *A. mesentericae* finden sich ausserdem auch noch die langen R_2 Fasern, und zwar in den proximalen Teilen von *Galeus* häufiger als in den mittleren von *Acanthias*. Im allgemeinen ist die Accessoria rein konzentrisch gebaut, dagegen besitzt die *Conjunctiva* rein longitudinalen Faserverlauf, weswegen sich die beiden Häute gut voneinander abheben. Meist bilden in den innersten Lagen der *Conjunctiva* die dort besonders starken elastischen Längsfasern eine Art Limitans externa gegen die Accessoria hin. Bei *Acanthias* besitzt die Accessoria in den mittleren Teilen der untersuchten *A. mesentericae* ausserhalb der Ringmuskelhaut noch eine longitudinale Lage von Muskulatur und Bindegewebe nebst elastischen Elementen, die ohne Begrenzung allmählich in die *Conjunctiva* übergehen. Die dorsale, an die Wirbelsäule angeheftete und daher sehr dünne Wand der Aorta besitzt keine *Elastica interna* mehr, bei *Acanthias* nicht einmal eine Accessoria.

Die Arterien von *Carassius* sind nur wenig differenziert und bestehen in der Hauptsache aus Bindegewebe.

3. Arterienwandungen bei Amphibien.

Bei den Amphibien kamen die Gefäße von *Cryptobranchus japonicus* und *Rana esculenta* zur Untersuchung. Als Grundlage für die topographische Anatomie dienten dabei die Monographien von Hyrtl und Ecker-Gaupp, deren Nomenklatur auch im folgenden verwendet werden soll. Histologische Arbeiten über Amphibienarterien liegen nur vor von Argaud und Suchard, einiges findet sich auch bei Dragendorf.

Argaud hat in seiner Arbeit die Gefäße von *Rana* untersucht und beschreibt Schnitte durch den Truncus arteriosus, die Aorta descendens, die A. subclavia und A. iliaca mit ihren Verzweigungen, die A. intestinalis communis und die A. pulmonalis. Seine Zusammenfassung darüber mag hier angeführt werden:

Die Intima ist bei *Rana* auf die Limitans interna und das Endothel reduziert. In der Media findet man nirgends eigentlich elastische Lamellen, auch nicht im Truncus arteriosus, abgesehen natürlich von der Elastica interna. Die elastischen Elemente sind vielmehr nur zart, verzweigen sich häufig und bilden so ein elastisches Netz, in dessen Maschen sich die glatten Muskelfasern finden. Die Adventitia enthält zahlreiche Chromoblasten und Vasa vasorum. Die Strukturveränderungen in den Gefäßwandungen sind so ziemlich überall die gleichen und erstrecken sich hauptsächlich auf die Media. In dem Maße, wie man sich vom Ursprunge der Gefäße entfernt, nähern sich die anfangs spärlichen und durch die Bindegewebslagen getrennten Muskelbündel allmählich und bilden schliesslich eine zusammenhängende Muskularis.

Nach diesem Befunde von Argaud hat es das Aussehen, als ob die Amphibienarterien weiter keine besonders interessanten Eigentümlichkeiten bieten würden. Und doch scheinen uns gerade diese Amphibienarterien zu den interessantesten zu gehören. In ihnen ist nämlich in überraschend starkem Maße das Bindegewebe am Wandungsaufbau beteiligt, sodass durch sie geführte Schnitte meist einen eigentümlichen, man möchte sagen bindegewebigen Typ zeigen. Eine weitere Eigentümlichkeit besteht darin, dass zumeist die Accessoria und die Conjunctiva ohne scharfe Grenze, mitunter ganz unmerklich ineinander übergehen. Diesen beiden Besonderheiten verdanken die Amphibienarterien ihren von dem der Amniotenarterien so sehr abweichenden histologischen Ha-

bitus. Auch Argand sind diese beiden Eigentümlichkeiten aufgefallen. Er erwähnt die erstere bei der Schilderung der Art. subclavia und die andere bei der der A. pulmonalis, legt ihnen aber weiter keine besondere Bedeutung bei, wie daraus hervorgeht, dass er sie in der oben angeführten Zusammenfassung nicht erwähnt. Bei der Untersuchung der Arterien von *Cryptobranchus* wurde uns aber klar, dass es sich hier um charakteristische Merkmale für die Gefässe der Amphibien handelt, die sich bei *Cryptobranchus* klar ausgeprägt finden, bei *Rana* auch noch vorhanden sind, aber schon etwas zurücktreten zugunsten einer Annäherung an die Gefässtypen der Amnioten. Da wir diese Verhältnisse bisher noch nirgends beschrieben fanden, so soll im folgenden näher darauf eingegangen werden.

Cryptobranchus japonicus.

1. Topographisches. Bei *Cryptobranchus* erscheint der Truncus arteriosus äusserlich in seinem ganzen Verlaufe als ein einheitliches Gefäss. Tatsächlich ist er es aber nur in seinem proximalen Teile. Distalwärts beginnt er sich durch Ausbildung eines Septum horizontale in das dorsale Cavum pulmonale und das ventrale Cavum aorticum, dann durch weitere Septenbildung in die Carotis- und Aortenbögen zu teilen, sodass das distale Ende des Truncus schliesslich nicht weniger als 10 Arterien verlassen. Die Carotidenbögen sind nur wenig stark. Sie entsenden die Arteriae hyoideolingualis und maxillaris, versorgen also nur den Gesichtsschädel. Von den Aortenbogenpaaren gibt der Arcus posterior, der der bei weitem stärkere ist, die Art. pulmonalis ab, diese später wieder die Art. cutanea magna. Dann vereinigt er sich wieder mit dem Arcus anterior zum Arcus Aortae, und dieser gibt nun nacheinander drei Gefässen ihren Ursprung: einer sich sogleich in die Art. maxillaris externa und Art. sublingualis teilenden Arterie, ferner der ansehnlichen Carotis interna und darauf noch der Art. vertebralis collateralis. Dann schliessen sich rechter und linker Aortenbogen in der Radix Aortae etwa in der Höhe des zweiten Wirbels zur Aorta descendens zusammen. Bald hinter der Radix am 5. Wirbel gibt die Aorta descendens beiderseits die A. subclavia ab, der die Arterien der vorderen Extremitäten entstammen. Darauf folgen in kurzen Zwischenräumen die Abgänge der Eingeweidearterien. Zunächst eine A. gastrica anterior, die den Oesophagus und Ventrikel versorgt, dann eine A. gastro-mesenterica, die sich gleich in eine A. gastrica posterior und eine A. mesenterica prima teilt. Die erstere ernährt Milz, Cardia und Pylorus, die andere das Pankreas, den Pylorus und etwa ein Drittel des Dünndarmes. Darauf folgen 3 bis 5 Arteriae mesentericae accessoriae und weiter eine A. mesenterica posterior. Schliesslich sind noch gegen 24 Urogenitalarterien vorhanden, die in der Hauptsache sich zu den Oviducten wenden und in die Nieren nur je einen schwachen Zweig abgeben, sowie 18 Arteriae ovaricae und 5 Arteriae spinalis, die mit der Arteria vertebralis

collateralis anastomosieren. Im Becken selbst kommen endlich noch als letzte Gefäße ein als *A. epigastrica posterior* bezeichnetes Arterienpaar hinzu, das zugleich mit den beiden *Arteriae crurales* den Schluss macht. Kurz darauf verschwindet die *Aorta descendens* als *Aorta caudalis* im Schwanze.

Untersucht wurden hiervon die *Aorta* in ihrem ganzen Verlaufe vom *Truncus arteriosus* bis in das Becken hinab, und zwar in Schnittserien, die ihr in kurzen Abständen hintereinander entnommen wurden, ferner die *A. Carotis interna*, die *A. gastrica posterior* und die *A. lienalis*, die *A. mesenterica posterior* mit einigen Verzweigungen, Renalarterien und die *A. pulmonalis* in ihrem Verlaufe in der Lunge.

In dieser Reihenfolge mag auch im folgenden ihre Histologie besprochen werden.

2. Histologisches. *Truncus arteriosus*. Schnitte durch den *Truncus arteriosus* zeigen uns, dass die in ihm lagernden Carotiden- und Aortenbögen dem elastischen Typ angehören. Sie weisen alle den gleichen abwechselungsreichen Bau auf. Die *Elastica interna* liegt unmittelbar unter dem Endothel, wie es für die Amphibienarterien die Regel ist. Auf sie folgen noch drei bis vier weitere elastische Lamellen, zwischen denen schwache Muskelfasern und Bindegewebsbänder lagern. Die darauf folgenden konzentrischen, elastischen Systeme bestehen nicht mehr aus Lamellen, sondern aus gröberen elastischen Fasern, deren je zwei eine schmale Muskelfaser umfassen und in ihrem ganzen Verlaufe parallel wie zwei Bahngleise begleiten. Die innersten dieser groben konzentrischen, elastischen Fasern sind nur schwer als solche zu erkennen. Man hat zunächst von ihnen den Eindruck echter elastischer Lamellen, bei näherer Prüfung gewahrt man aber, dass diese scheinbaren Lamellen aus zweien oder mehreren derben elastischen Fasern bestehen, zwischen denen schmale Bindegewebsfasern eingelagert sind, die sich beim Differenzieren nicht genügend entfärbt hatten und so den Anschein einer Lamelle hervorrufen. Da die Unterscheidung dieser Fasersysteme von echten Lamellen nicht immer leicht ist, so ist es nicht unmöglich, dass sich auch die von uns für echte Lamellen angesprochenen innersten konzentrischen elastischen Elemente gelegentlich als grobe Ringfasern erweisen werden. Diese konzentrisch verlaufenden Systeme von Muskulatur, Bindegewebe und elastischem Gewebe bilden den Hauptbestandteil der

Arterienwandung im Truncus. Jedoch finden sich überall auch longitudinal verlaufende Elemente eingestreut. Insbesondere sind in den innersten Lagen der Gefässe grössere Mengen von longitudinalen Muskelfasern und elastischen Fasern vorhanden, teils zwischen Endothel und *Elastica interna*, würden dann also der *Tunica intima* der Autoren entsprechen, teils erst hinter der *Elastica interna*, wobei es vorkommen kann, dass sie die überlagernden Schichten vorwölben und so frei in das Lumen hineinragende Leisten und Wülste bilden. Der Grund dafür mag in der ständig im Truncus erfolgenden Septenbildung liegen, die eine Kontraktionsfähigkeit der Wandungen in longitudinaler Richtung erforderlich macht.

Eine eigene *Conjunctiva* haben die einzelnen Gefässe des Truncus nicht ausgebildet, dafür findet sich aber eine das gesamte arterielle Gefässbündel umfassende gemeinsame äussere Hülle aus reinem Bindegewebe, die zugleich auch die Abrundung zum einheitlichen Truncus bewirkt. Innerhalb des Truncus stossen die Accessorien der benachbarten Gefässe teils direkt zusammen, teils findet sich, besonders zwischen den stärkeren Arterienbögen, ein lockeres bindegewebiges Septum, das aber immer noch zahlreiche longitudinal wie konzentrisch verlaufende Muskelfasern enthält, mithin also wohl noch zur *Accessoria* zu rechnen ist.

Bald nachdem die Bögen als selbständige Gefässe den Truncus verlassen haben, verschwinden die elastischen Lamellen und werden durch die schon oben beschriebenen groben Ringfasern ersetzt. Die *Elastica interna* ist nun die einzige echte elastische Lamelle im Gefäss. Zugleich beginnen die Muskelfasern aus den äusseren Lagen der *Accessoria* auszuscheiden und sich in den inneren anzusammeln. Infolgedessen wird eine scharfe Trennung zwischen *Accessoria* und *Conjunctiva* immer schwieriger. Das Bindegewebe besitzt eine starke Ausbildung, besonders in den äusseren Lagen.

Man sollte meinen, der Truncus und die proximalen Teile der Aortenbögen, besonders aber die interarteriellen Wandungen im Truncus, würden ihres lockeren, an Bindegewebe und elastischen Elementen reichen Baues wegen auch eine Mannigfaltigkeit von feineren Strukturverhältnissen unter den elastischen Fasern zeigen. Aber dem ist nicht so. Sofern die Fasern nicht den bahngleisartigen Verlauf neben den Muskelfasern her zeigen,

bilden sie konzentrisch verlaufende Geflechte. Eigentliche Radiärfasern treten in diesen Gefässen vom elastischen und annähernd elastischen Typ nur selten auf, und dann auch nur die kurzen R_1 Fasern, die sich zwischen den benachbarten konzentrischen elastischen Elementen aufspannen. Kompliziertere elastische Faserarten kommen nicht vor.

Man muss dabei bedenken, dass diese Radiärfasern nach Bonnet als automatische Gegenspieler der auf Nervenreiz wirkenden konzentrischen Muskulatur aufzufassen sind, die sich wie Ligament und Adductoren bei den Muscheln verhalten. Es lässt sich deshalb theoretisch auch nur dort eine reichere Entfaltung von Radiärfasern und ähnlichen Gebilden erwarten, wo sich eine wohl ausgebildete Muskularis findet.

Arterienbögen im mittleren und distalen Teile ihres Verlaufes. Die weitere Umbildung des Wandungsbaues der Arterienbögen geht nun schnell vor sich. Schon in ihren mittleren und distalen Teilen ist ihr Bau wesentlich anders als in den proximalen. Kurz vor ihrer Vereinigung zur Aorta descendens zeigt sich folgendes Bild. Die groben elastischen Elemente sind zurückgetreten, dafür haben sich die kontraktile Fasern zu innerst der *Elastica interna* zu einer zwar dünnen, aber zusammenhängenden konzentrisch verlaufenden Muskularis zusammengeschlossen. Die Bindegewebsfibrillen sind geblieben und wechseln als breitere oder schmalere Bänder mit den Muskelfasern ab. Eine genaue Grenze zwischen *Accessoria* und *Conjunctiva* ist nicht anzugeben, beide gehen allmählich ineinander über, in einer Art, wie Argand sie für die *A. pulmonalis* von Rana sehr anschaulich beschreibt:

„Die Media ist nach innen zu gut begrenzt durch die *Limitans interna*, nach aussen dagegen weniger gut abgegrenzt. In der Nachbarschaft der Intima sind die glatten Muskelfasern in einer zusammenhängenden Schicht angeordnet. Um diese erste Ringmuskelhaut herum findet sich, getrennt von ihr durch Bindegewebsbündel, eine zweite kontraktile Schicht, die aber stellenweise unterbrochen ist. Mit der Entfernung von der *Limitans interna* werden die Ringmuskellagen mehr und mehr zerstückelt, so dass die daraus hervorgehenden Muskelbündel stetig an Ausdehnung einbüßen. Zugleich wird das Bindegewebe reicher und reicher und setzt sich unmerklich in die *Adventitia*

fort.“ Abb. 1, Taf. 1 zeigt diese Verhältnisse an einem Schnitte durch den rechten Aortenbogen kurz vor der Radix Aortae. Man sieht deutlich, wie die helleren, ausschliesslich konzentrisch angeordneten Muskelfasern, eingefasst durch parallel verlaufende elastische Zirkularfasern, mit den dunkleren Bindegewebsfibrillen abwechseln, wie sie allmählich verschwinden und nur das dunkle Bindegewebe der Conjunctiva bleibt, das hier auch keine elastischen Elemente mehr enthält.

In diesen mittleren und distalen Teilen der Aortenbögen verlaufen die elastischen Elemente im allgemeinen in Form von feinen und feinsten Fasern in konzentrischer Richtung, sich mannigfach dabei ineinander verflechtend. Vielfach wird dieses Geflecht aber derartig wirr, dass es nur noch wie ein einziges grosses Gefilz erscheint. Derartige Verfilzungen der elastischen Elemente sind bei den Amphibien für die distalen Bögen wie auch für die noch zu beschreibenden proximalen und mittleren Teile der Aorta descendens und die ihnen ähnlichen Gefässe typisch, ebenso wie die konzentrischen elastischen Lamellen es für die entsprechenden Gefässe bei den Amnioten sind. Sobald sich aber stärkere konzentrische Fasern in der Muskularis herausbilden, erscheinen auch die Radiärfasern, und zwar die Bonnetschen R_1 und R_3 Fasern, also die kürzeren Arten, die dann von einer solchen konzentrischen Faser zur andern oder zur *Elastica interna* ziehen. Nur gelegentlich finden sich dort, wo die Muskularis ausnahmsweise grössere Stärke und Zusammenhang erreicht hat, auch die grossen R_2 Fasern, welche die ganze Muskularis durchqueren. In summa ist der Reichtum an Radiärfasern hier also nur gering. Auf Abb. 1 ist eine kurze R_3 Faser zur Darstellung gekommen. Man erkennt, wie sie, von einer der inneren konzentrisch verlaufenden elastischen Fasern ausgehend, nach der *Elastica interna* verläuft und an ihr inseriert.

Proximaler Verlauf der Aorta descendens. Nach der Vereinigung der Aortenbögen zur Aorta descendens geht wieder eine allmähliche Änderung im Wandungsbau vor sich. Es treten in der Accessoria neben den konzentrisch angeordneten Muskelfasern auch solche longitudinalen Verlaufes auf, und zwar besonders in den äusseren Lagen und in der Übergangszone nach der Conjunctiva zu, meist dicht umschlossen von gleichgerichteten elastischen Fasern. Zugleich wird das

Bindegewebe der *Conjunctiva* massiger. Hierdurch wird eine bessere Differenzierung der beiden Schichten angebahnt, indem sich nun die zahlreichen, meist longitudinalen elastischen Elemente der äusseren *Accessoria* schärfer gegen die dicken, an elastischen Fasern armen Bindegewebslagen der *Conjunctiva* absetzen, ohne dass indessen eine bestimmte Scheidung einträte.

Mittlerer Verlauf der *Aorta descendens*. Diese Verhältnisse werden im weiteren Verlaufe der *Aorta descendens* distalwärts immer deutlicher. Abb. 2 zeigt die *Accessoria* der *Aorta descendens* am Abgange der *A. mesenterica posterior*, also etwa nach dem ersten Drittel ihres Verlaufes. Man sieht, wie hier im Gegensatz zu Abb. 1 (*Aortenbogen* vor der *Radix*) zahlreiche längsverlaufende Muskelfasern eingestreut sind, meist kenntlich an den runden Querschnitten ihrer Kerne. Die *Conjunctiva* und die Übergangszone sind hier nicht mehr zur Darstellung gekommen.

Nach dem Abgange der *A. mesenterica posterior* treten die longitudinalen Muskelfasern in den äusseren Lagen der *Accessoria* in solcher Stärke auf, dass man geneigt ist, von einer zweischichtigen *Accessoria* zu sprechen mit einer inneren Haut, deren Elemente hauptsächlich konzentrisch verlaufen, und einer äusseren, in der sie hauptsächlich longitudinal angeordnet sind. Die inneren Lagen enthalten etwas mehr Muskelfasern als Bindegewebsfasern, in den äusseren dagegen überwiegt das Bindegewebe an Masse. Diese *Accessoria* wird umschlossen von einer an elastischen Elementen auffallend armen Schicht dicker Bindegewebsbündel, die sich sonst in nichts von denen der *Accessoria* unterscheiden und teilweise noch in sie hineinreichen, so dass auch hier, wo sich zwar infolge des Mangels an elastischem Gewebe in der *Conjunctiva* die beiden Tuniken verhältnismässig recht gut von einander abheben, tatsächlich doch der Übergang infolge des starken Bindegewebsgehaltes der äusseren Lagen der *Accessoria* nur allmählich erfolgt.

In diesen proximalen und mittleren Teilen der *Aorta descendens* spielt das Auftreten von Radiärfasern ebenfalls nur eine untergeordnete Rolle. In den proximalen Teilen, in denen die Ringmuskelhaut die stärkste Entwicklung zeigt, finden sie sich häufiger als in den mittleren, wo sie durch die erstarkten Längsschichten schon wieder geschwächt sind. Wie in den Bögen, so

kommen auch hier hauptsächlich die kurzen R_1 Fasern und seltener auch die R_3 Fasern vor. Die längeren R_2 Fasern wurden nicht beobachtet. Auch hier ist die hauptsächlichste Anordnungsform des elastischen Gewebes das Geflecht und das Gefilz. Einige R_1 Fasern sind auf Abb. 2 zur Darstellung gebracht. Diese Abbildung zeigt auch links oben ein Stück von den schon bei der Schilderung des Truncus erwähnten Wulstbildungen, die sich gelegentlich in den Gefäßwandungen bei den Amphibien und den Reptilien finden, auf die wir hier kurz eingehen möchten.

Sie bestehen aus einem mehr oder weniger starken Bündel längsgerichteter Gewebelemente, besonders Muskelfasern, die in ein dichtes elastisches Fasergeflecht von gleicher Verlaufsrichtung eingelagert zu sein pflegen. Dieses Bündel lagert sich nun entweder zwischen Endothel und *Elastica interna* ein, wie es im Truncus und im distalen Teile des linken Aortenbogens beobachtet wurde, oder es liegt unmittelbar unter der *Elastica interna*, wie es sich in der Aorta descendens verschiedentlich fand, oder aber die *Elastica interna* teilt sich, und die longitudinalen Gewebsbündel werden in die *Elastica* hinein verlagert, wie es die Abb. 2 an der Aorta descendens beim Abgange der A. mesenterica posterior zeigt. In allen diesen Fällen findet, das ist das ihnen Gemeinsame, eine Hervorwölbung der Wandung in das Lumen hinein statt, so dass sich ein Längswulst ausbildet, der in das Lumen hineinragt. Es handelt sich hier offenbar um die von Dragendorf beschriebenen Taschen-, Lippen-, Trichter- und Wulstbildungen, wie sie an der Abgangsstelle von Gefässen, besonders bei Amphibien, häufig aufzutreten pflegen. Einige derartige schmale Längswülste, auf deren Grat sich die Abgangsöffnung eines kleinen Gefässes befindet, lagen durch Zufall vollständig in Schnittserien vor und bestätigen vollauf die Befunde Dragendorfs.

Distaler Verlauf der Aorta descendens. Im distalen Ende der Aorta descendens, etwa in dem letzten Drittel ihres Verlaufes, nimmt die Accessoria überraschend schnell an Mächtigkeit und damit zugleich auch an Mannigfaltigkeit im Bau ab. Da das Lumen seine grosse Ausdehnung beibehält, so erscheint die Aorta im Becken stets kollabiert. Auf den Schnitten nahe der A. caudalis sieht man nur noch wenige, hauptsächlich konzentrisch verlaufende dünne Muskelfasern, die auch hier noch

von elastischen Fasern in bahngleisartigem Verlaufe eingefasst sind, etwa drei- bis viermal abwechselnd mit ebenfalls nur schwachen Bindegewebsfibrillen. Die Abgrenzung dieser Tunika von der Conjunctiva ist meist leicht zu erkennen, da die Conjunctiva, aus dickem, massigem Bindegewebe bestehend, meist bedeutend stärker und voluminöser ist als die Accessoria und sich daher ziemlich deutlich von ihr absetzt. Zur Entwicklung feinerer elastischer Strukturen kommt es hier nicht mehr.

Wenden wir uns nun der Beschreibung der aus der Aorta sich abzweigenden Gefäße zu.

A. Carotis interna. Die A. Carotis interna zeigt kurz hinter ihrer Abzweigungsstelle vom Aortenbogen eine Weiterbildung der im mittleren Aortenbogen bereits angestrebten Umwandlung zum muskulösen Typ. Während diese Umwandlung aber weder in den Aortenbögen noch in der Aorta selbst zustande kommt, sodass die Aorta sogar im Becken noch den „bindegewebigen“, aber nicht den muskulösen Typ zeigt, macht sie in der Carotis interna schnelle Fortschritte, sodass dieses Gefäß nach kurzem Verlaufe bereits einen annähernd muskulösen Bau aufweist. Die *Elastica interna* ist hier die einzige elastische Lamelle. In der darauf folgenden zusammenhängenden Ringmuskelhaut findet sich Bindegewebe nur noch sehr spärlich. Die in ihr sich findenden elastischen Fasern sind sehr zart und erscheinen meist isoliert. Nach aussen ist diese Accessoria zwar immer noch nicht so scharf von der Conjunctiva abgeschieden, wie man das bei den Amnioten gewohnt ist, aber es lässt sich doch sagen, dass diese beiden Tuniken sich deutlich genug voneinander abheben, um auf natürliche Weise geschieden werden zu können, was noch dadurch um einiges erleichtert wird, dass sich das elastische Gewebe in den innersten Lagen der Conjunctiva stark vermehrt hat, entsprechend seiner Abnahme in der Accessoria, und nun teils konzentrisch, teils longitudinal angeordnet, eine Art von elastischer Grenzzone bildet, die freilich noch weit davon entfernt ist, eine *Limitans* zu sein.

Nimmt man alles zusammen, so zeigt sich, dass die Carotis interna, soweit wir sie untersuchten, zwar auch noch keine eigentlich muskulöse Arterie im Sinne der Amniotenarterien ist, da noch gelegentlich geringe Vermischung der Muskelfasern der Accessoria und der Bindegewebsfasern der Conjunctiva in den

Grenzlagen vorkommen, dass praktisch diese Sonderung der Schichten aber doch schon vorhanden ist. Dem möchten wir dadurch Rechnung tragen, dass wir die *Carotis interna* zu den Arterien des muskulösen Typs stellen.

An feineren elastischen Gewebestrukturen ist die *Carotis* verhältnismäßig reich. Das elastische Geflecht und Gefilz ist in ihr zurückgetreten zugunsten nur noch schwacher konzentrischer elastischer Fasern, zwischen denen häufig die Bonnetschen R_1 und R_3 Fasern ausgespannt sind. Aber auch die grösseren R_2 Fasern, die in straffem Strahle die gesamte Muskularis durchqueren, um erst an der *Elastica interna* selbst zu inserieren, finden sich ziemlich häufig.

Der Bau der Eingeweidearterien schliesst sich an den schon beschriebenen der *Aorta descendens* an.

Art. gastrica posterior. Die *A. gastrica posterior* entspricht in ihrem Bau dem der *Aorta descendens* in ihrem mittleren Verlaufe. Sie besitzt eine *Accessoria* mit einer inneren Lage, in der die Gewebelemente hauptsächlich konzentrisch, und einer äusseren, in der sie hauptsächlich longitudinal angeordnet sind. An Radiärfasern finden sich nur gelegentlich R_1 Fasern.

Art. lienalis. Die *A. lienalis* zeigt als Abzweigung der *A. gastrica posterior* im allgemeinen auch deren Bau, ist aber in der *Accessoria* um etwas ärmer an Bindegewebe, dagegen reicher an Muskelfasern und daher auch an R_1 Fasern. Hier findet also eine wenn auch geringe so doch merkliche Annäherung an den gemischten Typ der Amnioten statt, wie das auch auf Abb. 4 zu erkennen ist. Auch die Abgrenzung der *Accessoria* von der *Conjunctiva* ist bei der *A. lienalis* noch etwas deutlicher als bei der *A. gastrica posterior*, weil hier das Bindegewebe der *Conjunctiva* fast frei von elastischen Elementen ist, während die *Accessoria* daran noch ziemlich reich ist.

Art. mesenterica posterior. Die *A. mesenterica posterior* wurde an drei Stellen untersucht: beim Abgange von der *Aorta descendens*, bei den ersten dichotomisch vor sich gehenden Teilungen und in den kleinen Ausläufern.

Sie zeigt bei ihrem Abgange von der *Aorta descendens* zunächst noch deren oben beschriebenen Bau, wie das auch Abb. 5 im Längsschnitt zeigt. Innen wechselt konzentrisch verlaufende Muskulatur mit Bindegewebe ab, immer umgeben von

elastischen Elementen. Nach aussen zu nehmen die Muskelfasern longitudinalen Verlauf an und verschwinden allmählich, so dass hier ein langsamer Übergang zwischen Accessoria und Conjunctiva stattfindet.

Dort, wo die A. mesenterica anfängt, sich dichotomisch zu teilen, hat sich dieser Bau erst wenig geändert. Die äussere longitudinale Lage beginnt an Muskelfasern ärmer zu werden, dafür wird die Ringmuskelhaut etwas stärker und zusammenhängender. In den Verzweigungen hingegen ist das Bild bereits wesentlich anders, wie auch die Abb. 3 eines Ramulus der Arteria mesenterica posterior zeigt.

Zu innerst der Elastica interna liegt hier als Accessoria eine in Anbetracht des nur noch geringen Lumens des Gefässes nicht unbedeutende vollständig zusammenhängende Ringmuskelhaut. Diese enthält wenige konzentrisch verlaufende elastische Fasern und auch einige Radiärfasern, die hier bei dem geringen Durchmesser der Accessoria gelegentlich sogar zu R_2 Fasern werden, sonst sich auf R_1 und R_3 Fasern beschränken. Nach aussen zu ist diese Accessoria von der ziemlich starken aus dicken Bindegewebsbündeln bestehenden Conjunctiva gut getrennt. Diese Zweige der Art. mesenterica würden also ihrem Bau nach der A. Carotis interna am nächsten stehen, so dass also auch hier eine dem muskulösen Typ nahekommende Bauart zu verzeichnen wäre.

Urogenitalarterien. Die Urogenitalarterien zeigen in ihrem proximalen Verlaufe, der allein untersucht wurde, den zweischichtigen bindegewebigen Typ der Aorta descendens. Da aber die zu innerst liegende konzentrische Muskelschicht verhältnismässig stärker entwickelt ist als sonst bei den bindegewebigen Arterien, so scheint es, dass sie in ihrem weiteren Verlaufe bald den Bau der Zweige der Art. mesenterica annehmen. Sie enthalten häufig R_1 Fasern.

Art. pulmonalis. Zum Schluss müssen wir noch die A. pulmonalis erwähnen. Sie teilt am Truncus den für die proximalen Aortenbögen beschriebenen elastischen Bau. In der Lunge dagegen ist sie rein muskulös. Während selbst die Carotis noch in den äussersten Lagen der Accessoria eine, wenn auch nur geringe, Übergangszone zeigt, ist in der Art. pulmonalis in ihrem Verlaufe in der Lunge der muskulöse Typ vollständig

verwirklicht. Die rein muskulöse Accessoria ist von der bindegewebigen Conjunctiva scharf abgesetzt. Sie enthält nur noch wenig elastische Elemente, teils in Form von spiralig aufgezogenen Zirkulärfasern, als Radiärfasern von allen drei von Bonnet unterschiedenen Arten, die sich scharf von ihrem muskulösen Untergrunde abheben. Besonderheiten zeigt die Arteria pulmonalis sonst weiter nicht.

Zusammenfassung.

Ein zusammenfassender Überblick über die Histologie der Gefässe von *Cryptobranchus* ergibt folgendes Bild.

Der Truncus ist nach dem elastischen Typ gebaut, auch die proximalen Teile der Aortenbögen besitzen elastischen Habitus, wenngleich die dort sich findenden konzentrischen elastischen Systeme keine echten Lamellen sind. Das nicht in Form von Lamellen aufgebaute elastische Gewebe ist als Geflecht angeordnet. Selten finden sich R_3 Fasern.

Bei den mittleren und distalen Teilen der Aortenbögen besteht die Accessoria aus einer zu innerst der *Elastica interna* liegenden zusammenhängenden Ringmuskelhaut und einer darauf folgenden gemischten, konzentrisch verlaufenden Lage von Bindegewebe und Muskelfasern. Accessoria und Conjunctiva gehen allmählich ineinander über. In der Accessoria ist das elastische Gewebe hauptsächlich als Gefilz angeordnet, es bildet wenig R_1 und R_3 Fasern, selten R_2 Fasern. Die Conjunctiva ist ohne nennenswertes elastisches Gewebe.

Die Aorta descendens zeigt im proximalen Verlaufe in der Accessoria ebenfalls diesen aus Bindegewebe und Muskelfasern sich gleichmässig zusammensetzenden Bau, mit der Abänderung, dass in den Grenzlagen die Gewebelemente longitudinale Verlaufsrichtung zu zeigen beginnen. Sie enthält wenig R_1 und R_3 , selten R_2 Fasern, im übrigen ist in ihr das Gefilz vorherrschend.

In ihren mittleren Teilen hat die Aorta descendens in der Accessoria 2 Schichten ausgebildet, eine innere, in der die konzentrische Verlaufsrichtung und die Muskelfasern überwiegen, und eine äussere mit vorwiegend longitudinaler Gewebsanordnung und überwiegendem Bindegewebe. Die Accessoria geht allmählich in die Conjunctiva über, obwohl sich beide ziemlich deutlich von-

einander abheben. Die elastischen Elemente zeigen auch hier filzige Ausbildung, selten kommen R_1 und R_3 Fasern vor.

Dieser Bauart schliessen sich an die *A. gastrica posterior*, die *A. mesenterica posterior* im Anfang und mittleren Verlaufe und die Urogenitalarterien im proximalen Verlaufe, bis zu einem gewissen Grade auch die *A. lienalis*.

Das distale Ende der *Aorta descendens* besitzt nur eine sehr schwache Wandung, in der das Bindegewebe neben den schwachen kontraktilen Elementen immer noch eine bedeutende Rolle spielt. Auch das elastische Gewebe ist verhältnismässig stark vertreten, ohne indessen feinere Strukturen aufzuweisen.

Als Ansätze zu einem Übergange in den muskulösen Typ lassen sich die Urogenitalarterien bald nach ihrem Abgange von der *Aorta descendens* und die *A. lienalis* auffassen, deren Tuniken im Begriff sind, sich schärfer zu differenzieren.

Ferner bildet die *A. Carotis interna* den in den Bögen angestrebten muskulösen Typ weiter aus und erreicht ihn schon nach kurzem Verlaufe. Desgleichen besitzen die äussersten Zweige der *Art. mesenterica* eine, wenn auch schwache, so doch annähernd muskulöse Accessoria.

Rein muskulös ist endlich die *A. pulmonalis* nach ihrem Eintritt in die Lunge. In diesen drei muskulösen oder doch annähernd muskulösen Gefässen treten reichliche R_1 , R_3 und auch R_2 Fasern auf.

Wir ersehen aus diesen kurzen Charakteristiken folgende gemeinsame Züge. Die *Elastica interna* liegt stets unmittelbar unter dem Endothel. Ausnahmen werden nur gelegentlich bei einigen der von Dragendorf beschriebenen Wulstbildungen beobachtet, wo sich longitudinal verlaufendes Gewebe zwischen Endothel und *Elastica interna* einlagern kann. Die Accessoria besteht in den Hauptgefässen zum grossen Teil aus Bindegewebe, in das die von derberen und feineren elastischen Fasern eingehüllten Muskelfasern konzentrisch wie longitudinal eingelagert sind. Accessoria und *Conjunctiva* sind deshalb nicht, wie es bei den Arterien der Amnioten der Fall ist, scharf voneinander getrennt, sondern gehen meist allmählich ineinander über. Die Accessoria kann zwei Lagen ausbilden, eine innere, mehr oder weniger geschlossene muskulöse und eine äussere, mehr bindegewebige. Konzentrieren sich die Muskelfasern derart zu einer

zusammenhängenden Muskularis, dass eine scharfe Trennung von Accessoria und Conjunctiva erfolgt, so bildet sich dabei in der Accessoria der gemischte Typ heraus, der dann weiter distalwärts durch Verschwinden des elastischen Gewebes aus der Muskularis in den muskulösen Typ übergeht. Diese Übergänge finden aber im allgemeinen erst sehr weit distalwärts statt. Das elastische Gewebe tritt, abgesehen von der *Elastica interna*, nur im Truncus in Form von elastischen Lamellen auf. Sonst erscheint es in Form von derberen und zarteren Fasern, häufig in der beschriebenen bahngleisartigen Gestalt die Muskelfasern begleitend, häufig auch als ein Gewirr von feinsten Fäserchen, ein dichtes Gefilz bildend.

Radiärfasern finden sich nicht sehr häufig. Am zahlreichsten treten sie noch in den muskulösen oder annähernd muskulösen Gefässen auf. Hier finden sich häufig die R_1 und R_3 Fasern und nicht gar so selten auch R_2 Fasern. Weniger zahlreich sind sie schon in den Gefässen, wo das elastische Gewebe noch in stärkerem Maße auftritt: den Bögen und den proximalen und mittleren Teilen der Aorta descendens. In den letzteren zeigen sich nur noch R_1 und R_3 Fasern, im Truncus und den Eingeweidearterien nur noch spärliche R_1 Fasern, und in der schwachwandigen distalen Aorta descendens fehlen sie schliesslich ganz.

Rana esculenta.

Als Vertreter der Anuren wurden einige ziemlich grosse Exemplare von *Rana esculenta* (10 cm Schnauze-Steisslänge) untersucht, und zwar auf annähernd dieselben Arterien, die auch bei *Cryptobranchus* zur Untersuchung gelangt waren. Da die Arterien von *Rana* meist einen ganz ähnlichen Bau aufweisen wie die entsprechenden von *Cryptobranchus*, so werden wir uns im folgenden zumeist auf sie beziehen und uns dementsprechend kurz fassen können.

Die Aortenbögen zeigen unmittelbar nach Verlassen des Truncus eine Anzahl konzentrischer Systeme, bestehend aus schmalen Muskelfasern, die in grobe konzentrische elastische Fasern eingehüllt sind und mit breiten Bindegewebsbändern abwechseln. Diese konzentrischen Systeme sind infolge stärkerer Konzentrierung der einzelnen histologischen Elemente regelmässiger angeordnet als die der entsprechenden Gefässe von *Cryptobranchus*. In den

äusseren Lagen können die Muskelfasern auch longitudinal verlaufen. In diesem Falle liegen sie ebenfalls in konzentrischen Reihen nebeneinander. Elastische Lamellen kommen ausser der *Elastica interna*, die auch bei *Rana* stets unmittelbar unter dem Endothel liegt, nicht vor. Radiärfasern finden sich nur ganz vereinzelt in der kurzen R_1 Ausbildung zwischen den Lamellen, die Bindegewebsbänder durchquerend. Die *Conjunctiva* enthält keine konzentrischen elastischen Fasern mehr, ist infolgedessen von der *Accessoria* leicht zu unterscheiden.

An der *Radix Aortae* zeigen die Bögen ebenfalls einen ähnlichen Habitus wie bei *Cryptobranchus*. Die innersten Lagen werden durch eine zusammenhängende, mit starken elastischen Fasern durchflochtene Muskularis gebildet. Darauf folgen abwechselnd Bindegewebsstreifen und von elastischen Elementen begleitete Muskelfasern, die nach aussen zu häufig longitudinal angeordnet sind. Eine scharfe Grenze zwischen *Accessoria* und *Conjunctiva* lässt sich nicht ziehen. Radiärfasern werden hier nur selten beobachtet, und zwar nur R_1 Fasern. Zum Unterschied von den mittleren und distalen Bögen von *Cryptobranchus* tritt hier das elastische Gewebe in den inneren Lagen meist nicht als Gefäß, sondern in derberen Fasern auf.

Etwa in der Mitte ihres Verlaufes zwischen *Radix* und *Bifurcatio* weicht die *Aorta* im Bau von der von *Cryptobranchus* ab, insofern keine Differenzierung der *Accessoria* in eine innere konzentrische und eine äussere longitudinale Schicht erfolgt, sondern der für die *Radix* beschriebene Bau beibehalten wird. Selbst R_1 Fasern gehören hier zu den Seltenheiten.

Vollständig von den von *Cryptobranchus* her gewohnten Arterienbildern weicht dagegen die *A. iliaca* ab. Etwa in der Mitte ihres Verlaufes zeigt sie nämlich den gemischten Typ. Zuinnerst der *Elastica interna* liegt eine geschlossene Ringmuskelhaut, die von zahlreichen elastischen Fasern durchzogen wird und sich nach aussen zu scharf von der bindegewebigen *Conjunctiva* abscheidet, meist sogar durch eine *Elastica externa*, so dass die sonst bei Amphibienarterien übliche Übergangszone mit ihrem allmählichen Übergange von der muskelfaserhaltigen *Accessoria* zur muskelfaserfreien *Conjunctiva* fortfällt. Distalwärts wandelt sich die *Art. iliaca* bald zum reinen muskulösen Typ um. Radiärfasern finden sich nicht.

Einen annähernd reinen muskulösen Typ bei noch beträchtlicher Stärke des Gefässes zeigt, ähnlich wie auch bei *Cryptobranchus*, die *A. Carotis*. Hier besteht die *Accessoria* aus einer einheitlichen, zusammenhängenden Muskularis, die von einer *Elastica interna* und einer nicht immer ganz zusammenhängenden *Elastica externa* ziemlich scharf begrenzt wird und nur noch wenige feine elastische Faserelemente enthält. Die *A. Carotis* ist das einzige Gefäss, in dem bei *Rana* vereinzelte R_2 Fasern beobachtet wurden.

Von den Eingeweidearterien haben die *A. intestinalis* und die *Art. mesenterica* vor ihrer Verzweigung den für die *Aorta descendens* beschriebenen Bau: eine stärkere oder schwächere Übergangszone mit longitudinalen Muskelfasern, die gelegentlich auch fehlen kann, trennt die innere muskulöse Lage der *Accessoria* von der bindegewebigen *Conjunctiva*. Das elastische Gewebe ist in der ganzen Wandung stark ausgebildet, zeigt aber keine Radiärfasern. In ihren Ausläufern und kleinen Ästen dagegen zeigen sie alle einen Bau, der auf der Übergangslinie zwischen dem gemischten und dem muskulösen Typ liegt. Jedenfalls ist bei ihnen stets eine reinliche Scheidung zwischen muskulöser *Accessoria* und bindegewebiger *Conjunctiva* vollzogen, wenn auch ohne *Elastica externa*. Doch enthält die *Accessoria* zumeist noch ziemlich viel elastisches Gewebe, das meist in Form konzentrisch verlaufender Fäserchen angeordnet ist. Radiärfasern finden sich nicht.

Zusammenfassung. Bei *Rana* liegt die *Elastica interna* stets unmittelbar unter dem Endothel. Die *Accessoria* besteht in den Hauptgefässen noch zum grossen Teil aus Bindegewebe, in dessen breite Bänder die von elastischen Fasern eng umhüllten Muskelfäserchen einzeln konzentrisch eingelagert sind, sodass der Übergang zur *Conjunctiva* allmählich erfolgt. Diejenigen Lagen, in denen dieser Übergang stattfindet, gehören noch zur *Accessoria*. Sie enthalten nur noch spärliche Muskelfasern und sollen deshalb als Übergangszone bezeichnet werden. In ihr verlaufen die Muskelfasern häufig auch longitudinal, jedoch kommt es im Gegensatz zu *Cryptobranchus* nicht zur Ausbildung einer ausgesprochen longitudinalen äusseren Schicht der *Accessoria*. Je weiter die Gefässe sich vom Herzen entfernen, um so mehr konzentrieren sich die Muskelfasern in den inneren Lagen zu einer zusammenhängenden Muskularis, ohne indessen schon eine

scharfe Trennung von Accessoria und Conjunctiva zu bewirken. Diese tritt im allgemeinen erst ziemlich weit distalwärts ein, wie bei der A. iliaca und den distalen Verästelungen der A. intestinalis, und führt zur Bildung des gemischten Typs, der dann zum muskulösen weiterführt. Schnell erfolgen diese Übergänge nur in der Carotis, die hier bei Rana wie auch bei Cryptobranchus eine Ausnahme macht. Das elastische Gewebe tritt, abgesehen von der *Elastica interna*, nie in Form von elastischen Lamellen auf, vielmehr kommt es nur zur Bildung von Fasern. Radiärfasern finden sich nur sehr spärlich, und zwar in den Aortenbögen und der A. descendens R_1 Fasern, in der Carotis gelegentlich auch R_2 Fasern.

Zusammenfassung über die Amphibien-Arterien.

Was bei der Betrachtung von Amphibienarterien am meisten auffällt, ist ihr durch den Reichtum an Bindegewebe und durch die damit verbundene mangelhafte Differenzierung der Tuniken bedingter Habitus, der von dem der Säugerarterien so sehr abweicht. Zwar besitzen der Truncus und die ihm zunächst liegenden Teile der Aortenbögen wohl elastischen Bau, oder wenn die elastischen Lamellen fehlen, doch eine ganz ähnliche Gewebsanordnung. Auch findet sich der muskulöse Typ ausgebildet, in der Carotis und A. pulmonalis schon nach kurzem Verlaufe, dagegen in der Aorta descendens und den Eingeweidearterien erst sehr weit distalwärts. Daher zeigt die Hauptmasse der Arterien eine Bauart, die mit den beiden von Argand aufgestellten Übergangstypen nicht in Übereinstimmung zu bringen ist, und zwar aus folgendem Grunde. Nach Argand geht der Übergang vom elastischen zum muskulösen Typ in der Weise vor sich, dass die Masse des elastischen Gewebes zugleich mit der des Bindegewebes geringer wird, dagegen die der Muskelfasern im selben Maße zunimmt. Bei den Amphibienarterien nimmt indessen nur das elastische Gewebe ab, das Bindegewebe dagegen bewahrt seine Stärke, während eine Vermehrung der Muskelfasern nur in schwachem Maße eintritt. Daraus ergibt sich derjenige Arterientyp, den wir im Verlaufe der mittleren und distalen Bögen, der Aorta descendens und der Eingeweidearterien kennen lernten. Wir möchten ihn als bindegewebigen Typ bezeichnen und folgendermassen charakterisieren.

Arterien vom bindegewebigen Typ sind solche, deren Accessoria mit zahlreichen Lagen von Bindegewebsbündeln durchsetzt ist, während elastische Lamellen oder stärkere konzentrische elastische Fasersysteme nicht mehr in ihr vorhanden sind. In den innersten Lagen können die Bindegewebsbündel zugunsten einer geschlossenen Ringmuskelhaut fehlen, nehmen aber stets nach aussen hin an Häufigkeit und Stärke zu, so dass in den äusseren Lagen die Muskelfasern meist nur noch spärlich und vereinzelt liegen. Die Accessoria geht daher in dieser „Übergangszone“ allmählich und fast unmerklich in die Conjunctiva über.

Gut wird dieser bindegewebige Typ verkörpert in den distalen Teilen der Aortenbögen, wie Abb. 1 zeigt.

Dieser bindegewebige Typ verdankt seine Entstehung, wie schon angedeutet, der Armut an Muskelfasern, die in den Amphibienarterien herrschend ist. Er entwickelt sich aus dem elastischen Typ in der Weise, dass die elastischen Lamellen und die gröberen elastischen Fasersysteme allmählich zurückgehen und durch feinere Fasern ersetzt werden, wie es auch beim Übergange vom elastischen zum gemischten Typ zu geschehen pflegt, während dagegen die Muskelfasern nur in ganz geringem Maße zunehmen, jedenfalls nicht so ausreichend, dass sie sich zu einer bindegewebsfreien geschlossenen Muskularis zusammenschliessen könnten.

Der Übergang vom bindegewebigen zum muskulösen Typ kommt bei der Aorta und den Eingeweidearterien erst sehr weit distalwärts zustande. Dann erst schliessen sich die spärlichen Muskelfasern allmählich zu einer bindegewebstreien dünnen muskulösen Accessoria zusammen. Bei der Carotis und A. pulmonalis geht der Uebergang dagegen schon in den proximalen Teilen der Gefässe vor sich. Hier wirkt neben dem allmählichen Zusammenschluss auch noch eine Vermehrung der muskulösen Elemente mit, so dass der Übergang ziemlich schnell erfolgt.

Eine weitere auffallende Erscheinung in den Amphibienarterien ist das Vorkommen von longitudinalen Muskelfasern in dem ausserhalb der konzentrisch gebauten Accessoria gelegenen longitudinalen Bindegewebe, das im allgemeinen der Conjunctiva zugerechnet wird. Derartige Längsmuskeleinlagerungen kommen ja auch bei anderen Wirbeltierklassen vor, zeigen sich bei den Amphibien aber besonders ausgeprägt. Schwerlich dürften sie,

zumal sie so weit nach aussen liegen, an der Regelung der Blutverteilung beteiligt sein, ebensowenig aber auch der Festhaltung des Gefässes an seine Umgebung dienen. Man kann sie also weder der Accessoria noch der Conjunctiva zurechnen und müsste demnach die Lagen, in denen sie auftreten, eigentlich als besondere Tuniken ansprechen, die sie ja bei den Amphibien auch tatsächlich gelegentlich bilden. Weil sie aber keinen ständigen Bestandteil der Arterienwandungen darstellen, ebensowenig wie die Tunica intima der Autoren, die fast durchgehends bei Fischen, Amphibien und Reptilien zu fehlen pflegt, so halten wir es für zweckmässiger, vor der Hand alle Arterienlagen, in denen longitudinale Muskelfasern auftreten, der Accessoria zuzurechnen und als longitudinale Schicht der Accessoria zu bezeichnen, bis die Physiologie es anders lehren wird. Diese longitudinale Schicht ist aber als gelegentlicher Bestandteil der Arterienwandungen wohl zu unterscheiden von der konzentrisch angeordneten Übergangszone der bindegewebigen Arterien, die einen wesentlichen Bestandteil ihrer Wandungen ausmacht, wenn auch häufig die Übergangszone mehr oder weniger von longitudinalen Schichten ausgefüllt wird.

Diese longitudinale Schicht der Accessoria taucht bei *Cryptobranchus* in der Aorta descendens distal von der Radix auf und zwar als Einlagerung in die Übergangszone, wird in der Mitte der Aorta descendens aber so stark, dass sie der konzentrisch gebauten Schicht der Accessoria an Stärke gleichkommt, verschwindet indessen distalwärts im letzten Drittel wieder vollständig. In den Eingeweidearterien ist sie ebenfalls vorhanden, und zwar von deren Ursprung an, verschwindet aber auch hier an den distalen Ausläufern wieder, ehe der Übergang der Gefässe vom bindegewebigen zum muskulösen Typ erfolgt. Bei *Rana* können diese longitudinalen Muskelfasern bereits vom Truncus an in sämtlichen Gefässen auftreten, auch in den muskulösen, z. B. der A. iliaca.

Eine dritte den Amphibienarterien eigentümliche Erscheinung ist die nur schwache Differenzierung der elastischen Elemente. Echte Lamellen besitzt *Cryptobranchus* nur in geringer Zahl, bei *Rana* sind sie gar nicht nachweisbar. Ausgenommen ist natürlich die *Elastica interna*, die in der Regel unmittelbar unter dem Endothel liegt. Die Lamellen werden durch Geflechte starker

konzentrischer Fasern ersetzt. In den meisten Arterien vom bindegewebigen Typ tritt das elastische Gewebe als Gefäß sehr feiner Faserchen auf. Radiärfasern sind hauptsächlich in den Gefässen vom muskulösen oder annähernd muskulösen Typ vorhanden, und zwar die R_1 , R_3 und R_2 Fasern. Spärlicher treten sie in denjenigen bindegewebigen Arterien auf, die eine innere, annähernd bindegewebsfreie Muskelschicht besitzen. Von den übrigen, besonders denen mit longitudinaler Muskelschicht, haben nur die grössten Radiärfasern, und da auch nur R_1 , selten R_3 Fasern. Feinere Faserarten oder besondere Strukturen finden sich nicht.

4. Arterienwandungen bei Reptilien.

Über den Bau der Blutgefässwandungen bei Reptilien berichtet Argand auf Grund seiner Untersuchung bei *Vipera aspis*, *Testudo mauritanica*, *Varanus arenarius*.

Bei *Vipera aspis* findet er die Intima überall nur aus *Elastica interna* und Endothel bestehend. Die Media zeigt im Truncus arteriosus den reinen elastischen Typ ausgebildet mit starken elastischen Lamellen und eingelagerten Muskelbändern, zwischen denen sich ein sehr zartes elastisches Netzwerk ausbreitet. Dieser elastische Typ bleibt auch der Aorta noch auf eine weite Strecke erhalten und geht nur sehr allmählich in den gemischten und dann in den muskulösen Typ über. Ebenso verhält sich die Carotis communis und die A. pulmonalis. Die Eingeweidearterien dagegen zeigen schon kurz nach ihrem Abgange von der Aorta den muskulösen Typ, den sie durch sehr schroffen Übergang erreichen, so dass schon nach kurzem Verlaufe die *Elastica interna* das einzige elastische Element in ihnen ist.

Bei *Testudo mauritanica* zeigen Aorta und A. pulmonalis im Truncus noch den gleichen elastischen Bau. Die elastischen Lamellen sind hier aber doch merklich schwächer als die *Elastica interna*. Zwischen ihnen findet sich eine reiche Geflechtbildung elastischer Elemente. Die Adventitia zeigt besonders in der interarteriellen Wandung einen grossen Reichtum konzentrischer elastischer Fasern. In der Aortenmitte herrscht immer noch das elastische Gewebe vor, geht aber doch schon stark zurück. In allmählichem Übergange erreicht die Aorta schliesslich an der Bifurcatio fast noch den rein muskulösen Typ, der sich dann von der A. iliaca an vollständig verwirklicht. Die Adventitia, die im ganzen Verlaufe der Aorta schon eine bedeutende Stärke aufweist, bildet in der A. iliaca eine ungewöhnlich starke Lage konzentrischer elastischer Fasern. Der Truncus coeliacus ist elastisch. Die A. pulmonalis zeigt ein eigentümliches Verhalten. Im Truncus arteriosus ist sie rein elastisch, aber schon nach kurzem Verlaufe verengt sie ganz plötzlich ihr Lumen und geht unter Verstärkung der Wandung in schroffen Übergange zum muskulösen Typ über. Das dabei sich ergebende morphologische Bild lässt sich vielleicht am besten mit der ausgezogenen Spitze einer Pipette vergleichen.

Bei *Varanus arenarius* sind der *Truncus arteriosus* und die Aorta fast bis zur *Bifurcatio* ebenfalls vom elastischen Typ, erst kurz vor der *Bifurcatio* setzt die allmähliche Umwandlung zum gemischten und muskulösen Typ ein, die sich in den Extremitätenarterien fortsetzt. Desgleichen ist die *Carotis* am proximalen Ende elastisch und wandelt sich distalwärts langsam und allmählich zum gemischten und muskulösen Typ um. Dagegen zeigen die Eingeweidearterien wieder durchgehend den rein muskulösen Typ, entweder schon gleich von ihrem Abgange von der Aorta an, oder doch schon nach kurzem Verlaufe. Hier ist der Übergang wieder schroff. Einen besonderen Bau zeigt der *Truncus chylopoieticus*, der aus dem linken Aortenbogen entsteht, gleich nach der Vereinigung der beiden Bögen zur Aorta descendens. Nach einem individuell verschieden langen Verlaufe teilt er sich nämlich dichotomisch in zwei Zweige. Im ersten Verlaufe zeigt der *Truncus* nun noch den elastischen Typ von der Aorta her, kurz vor der Verzweigung aber wandelt sich seine eine Wandhälfte in schroffem Übergange um zum muskulösen Typ, während die andere elastisch bleibt, und jeder der beiden Zweige zeigt hernach den Typ der Wandhälfte, aus der er gebildet wurde.

Fasst man die Ergebnisse von Argauds Untersuchungen zusammen, so kommt man auf folgende Hauptpunkte: Bei den Reptilien erstreckt sich der elastische Typ in der Aorta vom *Truncus* bis weit in die Aorta descendens hinab. Die von ihr abgehenden Extremitätenarterien gehen allmählich zum gemischten Typ und von da weiter zum muskulösen über. Die Eingeweidearterien dagegen zeigen den schroffen Übergang, eine neuartige Übergangsform, die hier direkt vom elastischen zum muskulösen Typ führt und sich in dieser Schärfe nach Argaud nur bei Reptilien findet.

Unsere eigenen Untersuchungen beschränken sich auf die Arterien von *Iguana tuberculata*. Zum Vergleiche wurden ausserdem auch gelegentlich Gefässe von *Lacerta agilis*, *Tropidonotus natrix* und *Pelias berus* geschnitten.

Die topographische Anatomie der Arterien von *Iguana* ist schon wesentlich einfacher und weniger der Abänderung unterworfen als die von *Cryptobranchus*. Der *Truncus arteriosus* zerfällt hier in drei grosse, Gefäßstämme: Den *Truncus pulmonalis*, den rechten Aortenbogen, dem die Coronararterien, Carotidenbögen und Subclaviën entspringen, und den linken Aortenbogen, der bis zur *Radix* nur wenige unwesentliche Gefässe abgibt. Die Eingeweidearterien entspringen nicht einem, die Fortsetzung des linken Aortenbogens darstellenden, unmittelbar hinter der *Radix* liegenden *Truncus coeliacus*, wie das sonst bei Reptilien häufig der Fall ist, sondern zweigen sich erst in einigem Abstände von der *Radix* einzeln aus der Aorta descendens ab. Der Abgang der beiden grossen Arteriae ischiadicæ findet erst etwa 5 cm vor Eintritt der Aorta in den Schwanz statt.

Von diesen Gefässen haben wir untersucht den *Truncus arteriosus*, die Aortenbögen, die Aorta selbst in ihrer ganzen Ausdehnung, die *Carotis externa*, ferner von den Extremitäten-

arterien die *A. subclavia*, *A. brachialis* und *A. femoralis*, von den Eingeweidearterien die *A. coeliaca*, *A. mesenterica* und *A. lienalis*, und schliesslich die *A. pulmonalis*. In dieser Reihenfolge mögen sie auch beschrieben werden. Da ihr allgemeiner Bau nur in wenigen Fällen von dem von Argaud für die Arterien von *Varanus* beschriebenen abweicht, werden wir auf ihn nur, soweit diese Abweichungen oder der Zusammenhang es erfordern, näher eingehen.

Truncus arteriosus. Die im Truncus arteriosus vereinigten Gefässe weisen alle die gleiche Bauweise auf, und zwar die eines elastischen Typs, der dem bei Säugerarterien beobachteten schon ziemlich nahe kommt. Auffällig ist an diesen Gefässen die starke Entwicklung der Muskulatur in ziemlich breiten konzentrischen Bändern, gegen die das Bindegewebe fast ganz zurücktritt, während die elastischen Lamellen an Dicke erst noch gering sind. Die *Elastica interna* ist stärker als die übrigen konzentrischen Lamellen und liegt stets unmittelbar unter dem Endothel. Eine sogenannte *Tunica intima* ist also nicht vorhanden. Die äussersten drei bis vier Lamellen sind meist ebenfalls etwas stärker und liegen dicht nebeneinander, ohne Muskelzwischenlagerung, und bilden so eine Art *Elastica externa*.

Von den im Truncus von *Cryptobranchus* beschriebenen Gefässen weichen diese von *Iguana* somit erheblich ab. Die auffälligsten Unterschiede sind einmal die zusammenhängende konzentrische Anordnung ihrer Gewebelemente in der Accessoria und der dadurch bedingte gleichmässige straffe Bau, dann das Überwiegen der Muskulatur über das Bindegewebe, und schliesslich die vollständige Trennung von Accessoria und Conjunctiva. Diese Unterschiede sind auch in all den übrigen Gefässen vorhanden. Man erkennt daraus, um wieviel das Gefäßsystem bei den Reptilien höher entwickelt ist als bei den Amphibien.

In der Anordnung der feineren elastischen Gewebelemente ist der Unterschied im Truncus dagegen nicht sehr gross. Die für den Truncus und die ihm zunächst liegenden Gefässe von *Cryptobranchus* typischen bahngleisartigen elastischen Fasersysteme fehlen zwar bei *Iguana*, wohl infolge des strafferen Wandungsbaues, hingegen ist das Verhalten der Radiärfasern ähnlich. Auch hier kommen Radiärfasern nur sehr selten vor. Was sich findet, gehört zu den kurzen R_1 Fasern, wofern sie sich nicht bei

näherem Zusehen als eine Reihe longitudinaler Fasern entpuppen, deren dicht nebeneinander liegende runde Querschnitte eine Radiärfaser vortäuschen. Sie sind hier meistens in Muskulatur eingelagert, während sie bei *Cryptobranchus* durch das Bindegewebe zu verlaufen pflegen.

Auf Schnitten, die durch den Truncus arteriosus von *Iguana* in der Höhe der Herzbasis geführt wurden, zeigten sich Einlagerungen von hyalinem Knorpel in die interarterielle Scheidewand. Da wir in der Literatur über ein Vorkommen von Knorpel im Truncus von *Iguana* keinerlei Bemerkungen finden konnten, untersuchten wir den Befund an drei Leguanherzen näher, obwohl diese Untersuchungen ja eigentlich aus dem engeren Rahmen unserer Arbeit herausfallen.

Bereits in Bronns „Klassen und Ordnungen, Bd. VI, 3, 2. Saurier und Hydrosaurier“, herausgebracht 1890 von Hoffmann, findet sich eine kurze Anmerkung, dass am Ausgange des Truncus arteriosus der Krokodile zwei eigentümlich gebildete Knorpelplättchen als Einlagerung der Wandung vorkommen, mit Fortsätzen, die Stützpunkte der Klappen abgeben.

Ähnlich wird in dem Bande über die Schildkröten von einem bereits von Bojanus entdeckten Knorpel von unregelmässiger, birnenförmiger Gestalt berichtet, der im Truncus arteriosus der Schildkröten zwischen dem Eingange der A. pulmonalis und den Eingängen der Aorta dextra und Aorta sinistra liegen soll und bei älteren Exemplaren mit einem Knochenkerne versehen sein kann.

Ebenfalls beschreibt Favaro Knorpelbildungen an der Aortenwurzel bei einer grösseren Zahl von Säugern. Ferner untersuchte Vanzetti 17 Kaninchenherzen auf Knorpel-einlagerung, fand davon 8 ohne jede Knorpel, bei den übrigen dagegen war ein solcher vorhanden, mitunter sogar in mehreren Stückchen. Sie liegen stets im Bindegewebe des Herzens im intervalculären Raume der Aortenwurzel. In Form und Grösse sind sie variabel und passen sich darin dem einhüllenden Bindegewebe an. Histologisch ist es zweifellos hyaliner Knorpel, dessen Umbildung aus fibrösem Bindegewebe in der Randzone stufenweise sich verfolgen lässt. Die 17 Kaninchen waren verschiedenen Alters, den 8 jüngsten und kleinsten fehlte die Knorpel-einlagerung. Vanzetti nimmt deshalb an, dass sie sich beim erwachsenen Tiere regelmässig finden und erst extrauterin, wahrscheinlich mit individuellen Schwankungen, ausgebildet werden. Jedenfalls handelt es sich nach Vanzetti um verkorpeltes fibrilläres Bindegewebe.

Retterer und Lelièvre beschreiben bei *Testudo mauritanica* ein Herzskelett, das, aus mehreren hyalinen Knorpeln zusammengesetzt, zwischen der Wurzel des Truncus pulmonalis und der Aorta dextra liegt, ferner findet sich bei einem 15jährigen Hunde ein Herzknoorpel, beim ausgewachsenen Pferd und Schwein besteht das Herzskelett dagegen nur aus vesiculösem Bindegewebe, beim Ochsen indessen aus einem echten Knochen mit Haversischen Systemen, der aus vesiculösem Bindegewebe hervorgeht.

Man ersieht aus diesen Literaturangaben, dass die Ausbildung eines „Herzskelettes“ nicht selten erfolgt, aber offenbar grossen Schwankungen selbst innerhalb der Spezies zu unterliegen scheint. Dies bestätigt sich auch bei *Iguana*. In den drei Leguanherzen, die wir untersuchten, zeigen die Knorpel eingelagerungen jedesmal eine andere Gestalt. Sie erscheinen in der zwischen dem Ostium pulmonale und Ostium arteriosum sin. gelegenen bindegewebigen Scheidewand in der Region der Semilunarklappen, steigen mit dem Truncus aufwärts, passen sich dessen Drehung wie der Rundung der Gefässwandungen an und verschwinden erst wieder hinter dem Ostium art. dextrum, zugleich mit den Semilunarklappen. Eines der Leguanherzen haben wir in eine Schnittserie zerlegt und daraus dann den Knorpel selbst wie auch die Aortenwurzel in Wachs rekonstruiert.

Die Form des rekonstruierten Knorpels ist sehr eigentümlich und unregelmässig. Er besteht aus einem langgestreckten, mit schwacher Krümmung an die Rundung des Ostium arteriosum sin. angepasstem Unterbau von etwa 2,8 mm Längsausdehnung, 0,8 mm durchschnittlicher Breite und 1,0 mm Höhe, und einem turmartig auf die dorsale Ecke sich aufsetzenden Oberbau von etwa 1,0 mm Länge, 0,6 mm Breite und 1,0 mm Höhe, so dass die gesamte Höhe etwa 2,0 mm beträgt. Doch steigt der Knorpel nicht senkrecht auf, sondern etwas schräg unter dem von den Gefässen des Truncus eingeschlagenen Neigungswinkel von etwa 45 Grad. Ebenfalls macht die Sagittalachse die Drehung der Truncusgefässe mit, wodurch der Knorpel eine schwache schraubengangartige Windung erfährt. Im dorsalen Teile wird er etwa in der Höhe der Grenzlinie zwischen Ober- und Unterbau von zwei schlanken Bindegewebspfeilern durchzogen. Der eine dieser Pfeiler verläuft in der Richtung der Höhenachse und wird an seinem oberen Ende von dem andern, dorsoventral gerichteten Pfeiler rechtwinklig gekreuzt.

Histologisch ist der Knorpel rein hyalin, ohne Knochenbildung in der Mitte (Abb. 8). Die Accessoria der benachbarten Gefässstämme bewahrt je nach dem Grade ihrer Anlehnung an den Knorpel ihre volle Stärke, oder wird mehr oder weniger reduziert, wie es auf dem auf Abb. 8 dargestellten Schnitte der Fall ist. Stets ist sie von rein elastischem Typ. Distalwärts wird der Knorpel im Truncus arteriosus durch ein Trigonum

fibrosum ersetzt, das der interarteriellen Wandung im Truncus von *Cryptobranchus* ähnelt und ebenso wie jene im Innern längsverlaufende Muskelfasern aufweist.

Schnittserien, die wir vom Herzen von *Tropidonotus* und *Lacerta* anfertigten, liessen dagegen keinerlei Knorpel eingelagerungen im Truncus erkennen.

Aortenbögen. Die Aortenbögen gehören zum elastischen Typ. Schon sehr bald nach dem Verlassen des Truncus beginnen in ihnen die elastischen Lamellen ein mehr oder minder verzweigtes feines Geflecht zu bilden, ohne sich indessen darin aufzulösen. Die R_1 Fasern werden häufiger. Sonst ist der Bau derselbe wie der der Truncusgefässe.

Radix. Besondere Beachtung verdient der Bau der Radix, der Vereinigungsstelle der beiden Aortenbögen. Bei *Iguana* geht diese Vereinigung unter einem so spitzen Winkel vor sich, dass die beiden Bögen noch eine kurze Strecke getrennt nebeneinander herlaufen, während sie, in eine gemeinsame *Conjunctiva* gehüllt, äusserlich bereits als eine einheitliche Aorta erscheinen. Die beiden Längsfurchen (*Radixfurchen*), die hierbei dorsal und ventral der Strecke, an der die beiden Accessorien aneinander stossen, im Gefässe sich bilden, werden durch Bündel längsverlaufenden Bindegewebes von der *Conjunctiva* her ausgefüllt, die auf Querschnitten ziemlich kreisrund erscheinen. Während nun die inneren Lagen der beiden Accessorien ungestört ihren konzentrischen Verlauf nehmen und dort, wo sie sich berühren, eine normal gebaute, interarterielle Wand bilden, treffen ihre äusseren Lagen auf die Bindegewebspfeiler, durch die sie wie durch einen Strombrecher unterbrochen werden. Ihre Muskelbänder verschwinden vollständig, und nur ein Teil ihrer elastischen Lamellen setzt sich in Form konzentrischer Fasern in Richtung der gemeinsamen *Conjunctiva* durch die Bindegewebspfeiler fort. Die Vereinigung der beiden Bögen geschieht nun in der Weise, dass in der Mitte der interarteriellen Wand plötzlich eine schmale Unterbrechung eintritt, die sich nur langsam weitet. Hier besitzt die Scheidewand noch ihre volle Breite, und bis an die Unterbrechungsstelle hin auch noch die konzentrische Anordnung ihrer Gewebs-elemente. Erst mit der Erweiterung der Durchtrittsöffnung setzt eine stärkere Umbildung in der Struktur ein, besonders die Bildung einer Kappe von längsverlaufenden elastischen Fasern.

Zu einem zweiten, stärkeren Zentrum longitudinal gerichteter Gewebelemente der Accessoria haben sich inzwischen die beiden Bindegewebspfeiler der Conjunctiva ausgebildet. Schon kurz vor der Durchtrennung der Scheidewand beginnen sich hier nämlich longitudinale Muskelfasern, von zahlreichen elastischen Fasern begleitet, einzulagern, die sich schnell ausdehnen und bald das gesamte Bindegewebe verdrängen, so dass die beiden Gewebepfeiler der Radixfurche distalwärts fast nur noch aus elastischen und muskulösen Elementen bestehen. Zunächst bleiben diese beiden Zentren aber noch getrennt. Je kürzer und stumpfbuckliger jedoch die beiden Scheidewandsreste werden, desto mehr ziehen sich ihre Kappen auf die Accessoria zurück, und desto weiter rücken auch zugleich die Pfeiler in die Accessoria nach innen hinein, weil die äusseren Lagen der beiden Accessorien sich inzwischen zu einer gemeinsamen Tunica accessoria vereinigen, die nun immer stärker wird und die longitudinalen Elemente immer mehr nach innen drückt. Hier in den inneren Lagen der Accessoria vereinigen sich schliesslich die beiden Zentren des longitudinalen Faserverlaufes. Sie werden aber bald schwächer und schwächer und verschwinden allmählich distalwärts zugleich mit den schliesslich nur noch ganz flachen Buckeln der Scheidewandsreste, worauf dann die gesamte Wandung wieder den normalen Bau zeigt, wie wir ihn für die Bögen beschrieben.

Aorta descendens. Die Aorta descendens behält ebenfalls für den weitaus grössten Teil ihres Verlaufes bis zur Bifurcatio noch den oben beschriebenen elastischen Bau bei (Abb. 6). Nur geringe Abänderungen sind wahrnehmbar. Einmal nimmt die Zahl der Lamellensysteme ständig ab, womit im Gegensatz zur Aorta descendens von *Cryptobranchus* auch eine entsprechende Verringerung des Lumens verbunden ist. Ferner ist die *Elastica interna* nur noch von gleicher Stärke wie die übrigen Lamellen. Weiter wird die Geflechtbildung zwischen den Lamellen distalwärts immer ausgedehnter, womit eine Zunahme der kurzen Radiärfasern verbunden ist. Diese Radiärfasern sind aber im Verhältnis zu den Lamellen nur sehr zart, heben sich auch aus dem feinen Fasergeflecht nicht weiter hervor, so dass sie leicht übersehen werden. Endlich beginnt eine kurze Strecke vor Abgang der unteren Extremitätenarterien auch schon gelegentlich die Auflösung der Lamellen in konzentrische Fasersysteme. Die Con-

junctiona nimmt distalwärts an Stärke zu und enthält zahlreiche, hauptsächlich longitudinale elastische Elemente.

Erwähnt werden müssen hier auch die gelegentlich in der Aorta descendens sich findenden, von Dragendorf beschriebenen Wulstbildungen. Abb. 6 zeigt ein derartiges Gebilde, das sich etwa nach dem ersten Drittel der Aorta descendens kurz vor Abgang der grossen Eingeweidearterien fand. Man erkennt, wie sich die *Elastica interna* spaltet. Die innere Lamelle verläuft ungestört konzentrisch weiter, ebenso die darunter liegenden Muskelbänder und Lamellen. Die äussere hingegen springt in das Lumen vor und schliesst zwei bis drei Lagen longitudinaler Muskelfasern ein, die teilweise ebenfalls durch dünne Lamellen getrennt sind. Es liess sich in keinem Falle beobachten, dass diese Längswülste eine Änderung im Bau der darunterliegenden Accessoria bewirken. Sie erscheinen vielmehr stets als selbstständige, von der Accessoria unabhängige Gebilde. Sie verschwinden demgemäss auch nicht durch Vereinigung ihrer Gewebselemente mit denen der Accessoria, sondern in der Weise, dass die jeweilig zu äusserst liegenden Muskelfasern allmählich verschwinden, ohne dass Ersatz eintritt, bis sich schliesslich mit dem Verschwinden der letzten Muskelfasern die beiden Lamellen der *Elastica interna* wieder vereinigen.

Sehr verändert sieht die Wandung der Aorta descendens nach Abgang der unteren Extremitätenarterien aus. Sie zeigt jetzt nicht mehr den elastischen, sondern den gemischten Typ. Der Übergang hierzu wird bedingt durch die Verminderung der elastischen Substanz, welche nach Abgabe eines grossen Teiles der elastischen Lamellen in die beiden abgezweigten Extremitätenarterien eintritt. Der in der Aorta descendens verbleibende Rest von Lamellen löst sich sofort in ein System gröberer und feinerer elastischer Fasern auf, wodurch der Übergang vollzogen wird. Die *Elastica interna* ist jetzt die einzige echte elastische Lamelle. Die von ihr und von der *Elastica externa* eingeschlossene Accessoria enthält kein Bindegewebe mehr; die Muskelfasern verlaufen alle konzentrisch und werden anfangs selten, distalwärts aber immer häufiger von Radiärfasern durchzogen, die in längerem und kürzerem Verlaufe sich von einer Zirkulärfaser zur andern oder zu den Elastiken hinüberspannen, also nach Bonnets Einteilung R_1 und R_3 Fasern. Dagegen wurden die die ganze Acces-

soria durchziehenden R_2 Fasern nicht beobachtet. Die *Elastica interna* zeigt hier zuerst klar die eigentümliche, an die Suturelinie der Ammoniten erinnernde Schlängelung, welche alle Reptilienarterien von gemischtem und muskulösem Typ auszeichnet.

Carotis. Die *Carotis externa* zeigt den reinen elastischen Typ. Die *Elastica interna* ist hier etwas stärker als die übrigen Lamellen. Radiärfasern und sonstige feinere Strukturen des elastischen Gewebes kommen nicht vor. Nicht einmal die sonst bei elastischen Arterien weit verbreitete Geflechtbildung findet sich. Ähnlich wie die *Aorta descendens* behält auch die *Carotis* diesen Typ lange bei.

Art. subclavia. Die *Art. subclavia* ist ein ziemlich dünnwandiges Gefäß von elastischem Typ. Sie besitzt nur wenige elastische Lamellen, so dass den Muskelfasern schon viel Raum bleibt. Trotzdem kommt es aber nicht zur Radiärfaserbildung.

Art. brachialis. Etwas weiter distalwärts zeigt sie als *Art. brachialis* einen Bau, der sich nicht recht in die Schemata Argands einordnen lassen will (Abb. 7). Die *A. brachialis* besitzt eine muskulöse *Accessoria*, eingefasst von einer sehr starken gekräuselten *Elastica interna* und einer aus längsverlaufenden Fasern bestehenden *Elastica externa*. Annähernd in der Mitte wird sie von einem konzentrischen elastischen Fasersystem halbiert, das bald in beachtenswerter Stärke wie eine Lamelle auftritt, bald auf eine grössere Strecke ganz fehlen kann und bald, in mehrere dicht nebeneinander gelegene Fasern aufgelöst, wieder erscheint. Von diesem mittleren System gehen zahlreiche Radiärfasern zu den beiden Elastiken (Bonnetsche R_3 Fasern). Es kommt indessen nirgends zur Bildung eines aus Radiärfasern bestehenden elastischen Gerüstwerkes, desgleichen fehlen die langen R_2 Fasern. Obwohl die Muskulatur das elastische Gewebe hier bei weitem überwiegt, möchten wir doch die *Art. brachialis* nicht zum muskulösen, sondern zum gemischten Typ stellen, weil das einzige in ihr befindliche elastische System für den muskulösen Typ meist doch zu stark ist. Der vollständig reine muskulöse Typ findet sich erst in den kleineren Abzweigungen der *Art. brachialis*. Hier ist die *Elastica interna* überhaupt das einzige elastische Element der *Accessoria*. Diesen Typ zeigen alle uns zu Gesicht gekommenen, kleinen Gefässe von *Iguana*.

Art. femoralis. Die Art. femoralis ist am proximalen Ende von gemischtem Typ und geht distalwärts langsam in den muskulösen über. Sie ähnelt der Art. brachialis sehr, besitzt aber weniger Radiärfasern, auch ist die Mittellamelle nur als schwaches Fasersystem ausgebildet. Sowohl in der Art. brachialis wie in der Art. femoralis finden sich gelegentlich Dragendorfsche Wulstbildungen, von denen einige auch innen in der Accessoria liegen, in dem Sinne, dass die *Elastica interna* sich nicht spaltet und die longitudinalen Elemente des Wulstes in sich aufnimmt, sondern sich in ihrer ganzen Stärke vorbuchtet, so dass der Wulst direkt auf die Muskularis der Accessoria aufgelagert ist. Aber auch hier lässt sich keine Beeinflussung im Bau der Accessoria feststellen.

Eingeweidearterien. Für die Eingeweidearterien beschreibt Argand den muskulösen Typ, der durch schroffen Übergang unmittelbar aus dem elastischen der Aorta descendens erreicht wird. Auch wir fanden, dass dieser Übergang von der Aorta descendens sehr schnell vor sich geht, allein er führt bei Iguana nicht gleich zum muskulösen, sondern vorerst zum gemischten Typ. Der eigentlich muskulöse Typ wird erst sehr spät erreicht. Dieser gemischte Typ der Eingeweidearterien enthält zahlreiche Radiärfasern, noch zahlreicher als die A. brachialis, die in verschiedensten Längen die meist spiralig aufgerollten Zirkulärfasern verbinden und zu den Elastiken streben (R_1 und R_3 Fasern). Es zeigen sich auch, besonders in der A. gastrica posterior (A. coeliaca), Ansätze zu ausgedehnteren Gerüstwerken aus Radiär- und Zirkulärfasern; ausserdem wurden in der Art. A. lienalis auch R_2 Fasern gefunden. Diese Arterien sind dadurch besonders interessant, dass sie noch ein primitives Merkmal der Amphibienarterien aufweisen. In einiger Entfernung von der Aorta descendens beginnen sich nämlich longitudinale Muskelfasern in die Conjunctiva einzulagern, teils in Anlehnung an die Accessoria, teils unvermittelt inmitten des Bindegewebes. Besonders stark tritt diese Erscheinung in der A. coeliaca auf, weniger stark in den Abzweigungen der A. mesenterica, und in der A. lienalis nur an der Stelle der Conjunctiva, die der Milz zunächst liegt. Es wirkt sehr überraschend, wenn das zweifarbige Band, das ein Schnitt durch die A. coeliaca mit seiner pikringelben Muskularis und fuchsinroten Conjunctiva darstellt, allmählich im roten gelbscheckig wird. Distalwärts nimmt diese Durchsetzung immer

weiter zu, so dass auf diese Weise mehr oder weniger ausgeprägt ein Arterientyp entsteht, wie wir ihn für die mittleren Teile der Bögen und die proximalen Teile der Carotis von *Cryptobranchus* beschrieben haben: Innen eine Lage von gemischtem, fast schon muskulösem Typ mit Radiärfasern, aussen eine von bindegewebigem Typ. Da nach Bonnets Definition alle die Lagen zur Accessoria zu rechnen sind, welche noch Muskelfasern enthalten, so würde auch diese allmählich umgewandelte Conjunctiva distalwärts mehr und mehr zur Accessoria gezählt werden müssen, da sie ja mit zunehmendem Gehalt an Muskelfasern neben den Aufgaben der Conjunctiva auch mehr und mehr die der Accessoria mit erfüllt. Die in der bindegewebigen Lage eingelagerten zahlreichen elastischen Fasern haben durchgehends longitudinalen Verlauf, im Gegensatz zu den konzentrisch angeordneten der Muskularis. Die übrigen Gewebelemente verhalten sich ebenso, wodurch eine scharfe Trennung der beiden Lagen bewirkt wird. In ihren kleinen Ausläufern sind die Eingeweidearterien dagegen rein muskulös, haben das Aussehen der Brachialis-Schnitte und enthalten nur noch wenige zarte elastische Fasern von meist radiärem Verlauf oder überhaupt keine elastischen Fasern mehr.

Art. pulmonalis. Ein besonderes Verhalten zeigt die *Art. pulmonalis*, ganz dem von Argand für die *A. pulmonalis* von *Testudo mauritanica* beschriebenen entsprechend. Am Truncus zeigt sie noch den elastischen Typ, freilich schon mit ziemlich breiten Muskelbändern. Kurz nach dem Verlassen des Truncus verjüngt sie sich trichterförmig auf der kurzen Strecke von etwa 4 mm auf ungefähr auf $\frac{1}{4}$ ihres Durchmessers. Hierbei macht sie eine Strukturveränderung durch, indem die elastischen Lamellen sich ziemlich schnell auflösen und dann als Fasern zum grössten Teil ganz verschwinden, während dafür die Muskelfasern sich annähernd verdoppeln. All dieses erfolgt, wie gesagt, auf ganz kurzer Strecke, weswegen denn auch der Übergang vom elastischen zum muskulösen Typ dementsprechend schroff erscheint. Nach diesem Übergange ist die *A. pulmonalis* ein im Verhältnis zum Lumen äusserst dickwandiges Gefäss von so charakteristischem muskulösem Typ wie er im Lehrbuche nicht besser gefunden werden kann: Eine reichliche Muskularis mit nur wenigen, grossen, teils radiär verlaufenden elastischen Fasern und einer dicken *Elastica interna*, die hier besonders gut die für muskulöse Rep-

tilienarterien so charakteristische Sutrkräuslung besitzt. Eine aus elastischen Längsfasern bestehende *Elastica externa* scheidet die ohnehin scharf begrenzte *Accessoria* auch räumlich von der *Conjunctiva*, deren elastische Elemente fast nur longitudinal verlaufen. Schon in der Übergangsstrecke, besonders aber, nachdem der muskulöse Typ erreicht ist, setzt eine für Reptilienarterien reichliche Ausbildung von Radiärfasern ein. Abb. 9 zeigt ein aus R_1 , R_3 und einigen Zirkulärfasern sich zusammensetzendes Gerüstwerk, wie es häufig in der *A. pulmonalis* gefunden wird. Auch die stattlichen R_2 Fasern lassen sich häufiger beobachten.

Abb. 10 stellt einen Schnitt durch die *A. pulmonalis* von *Lacerta* kurz vor dem Eintritt in die Lunge dar. Hier haben wir die gleichen Verhältnisse wie bei *Iguana*. Das anfänglich grosskalibrige elastische Gefäss verengt sich plötzlich und geht zum rein muskulösen Typ über, den die Abbildung wiedergibt. (Die Vergrösserung ist bei sämtlichen Abbildungen die gleiche.)

Zusammenfassung.

Bei *Iguana* sind der Truncus, die Aortabögen und die Aorta descendens bis zur Bifurcatio elastisch, desgleichen die Carotis im proximalen Verlaufe, die *A. subclavia* und auf eine kurze Strecke auch die *A. pulmonalis*. In diesen elastischen Gefässen besitzt das feinere, nicht als Lamelle aufgebaute elastische Gewebe meist den Charakter von feinen Geflechten. Radiärfasern kommen selten vor, und auch nur als kurze R_1 Fasern.

Den gemischten Typ zeigen die Aorta descendens distalwärts der Bifurcatio, die *A. brachialis*, *A. ischiadica* und der proximale Teil der *Art. femoralis*, ferner die proximalen Teile der Eingeweidearterien und der Conus pulmonalis.

Die mittleren und distalen Teile der Eingeweidearterien und der Extremitätenarterien, der grösste Teil der Carotis und *A. pulmonalis* sowie sämtliche kleinen Gefässe gehören schliesslich zum muskulösen Typ. Die mittleren Teile der Eingeweidearterien, besonders der *A. coeliaca* weisen ausser der konzentrischen Muskularis der *Accessoria* noch eine longitudinale Muskelschicht in der *Accessoria* auf, wie sie bei Amphibienarterien häufig ist.

In den Arterien vom gemischten Typ verlaufen zwischen den Zirkulärfasern und den Elastiken Radiärfasern von der Art R_1 und R_3 , die sich anschicken, elastische Gerüstwerke zu bilden.

Gut ausgebildet sind diese dagegen erst in den muskulösen Arterien, besonders der A. pulmonalis. Hier finden sich auch die R₂ Fasern häufiger, die schon gelegentlich in der mittleren A. lienalis auftauchen.

Ein besonderes Charakteristikum für die Reptilienarterien vom gemischten und muskulösen Typ ist die an die Suturlinie der Ammoniten erinnernde Kräuselung der stets sehr starken *Elastica interna*.

An morphologischen Eigentümlichkeiten ist zu erwähnen das nicht seltene Auftreten von Dragendorfschen Wulstbildungen in den Arterien und die Einlagerung eines hyalinen Knorpels in die interarterielle Scheidewand des Truncus arteriosus bei Iguana.

5. Arterienwandungen bei Vögeln.

Über die Histologie der Vogelarterien liegen ausser den Veröffentlichungen von Argand weiter keine Arbeiten vor. Argand gibt darüber folgende Zusammenfassung:

Intima. Die Intima der starken Aorta und die der proximalen Teile der vorderen Extremitätenarterien wird gebildet durch ein Endothel und eine bindegewebig-elastische Lage, in der die elastischen Längsfasern auf Querschnitten sich etwa wie unregelmässige Blumengehänge darstellen. Es gibt keinerlei gut ausgeprägte äussere Abgrenzung der Tunica intima. Mit der Annäherung an die Bifurcatio geht die Zahl der elastischen Längsfasern zurück, während zugleich glatte Muskelfasern erscheinen und eine *Limitans interna* sich mehr und mehr von den übrigen elastischen Lamellen der Media abhebt. Von der Iliaca primitiva an sind die elastischen und muskulösen Elemente vollständig verschwunden. Einzig eine geringe Bindegewebslage trennt noch das Endothel von der *Limitans interna*. Von etwa der Mitte der A. femoralis an fehlt auch diese, so dass nunmehr das Endothel unmittelbar auf die *Limitans interna* zu liegen kommt. Bei den übrigen grossen Arterien verhält sich die Intima ebenso. Distalwärts wird die elastische Lage immer unbedeutender und das Bindegewebe bildet schliesslich allein die Tunica intima.

Media. In den proximalen Teilen der grossen Gefässe gehört die Media zum elastischen Typ, distalwärts ändert sie ihren Bau und wird muskulös. Dieser Übergang geht sehr schroff vor sich in der Aorta und den Eingeweidearterien, dagegen langsam in der Carotis und den Flügelarterien. Von ihrem mittleren Verlaufe ab besitzt die Aorta bei den Vögeln den muskulösen Typ. Hinsichtlich der Art des Überganges verhält sich die Aorta wie die Eingeweidearterien der Reptilien.

Adventitia. Hier besteht eine Art Gleichgewicht zwischen der Entwicklung des elastischen Gewebes der Intima und dem der Adventitia. Im selben Maße, wie die elastische Längsfaserschicht der Intima verschwindet, wächst die der Adventitia. In manchen Arterien, besonders der A. mesen-

terica superior, enthält die Adventitia eine beträchtliche Lage longitudinaler Muskelfasern, die sehr dicht aneinander gedrängt liegen.

Die Topographie der Vogelarterien zeigt im allgemeinen folgendes Bild. Der Truncus arteriosus gibt gleich an der Aortenwurzel zwei Coronararterien ab, die A. Coronaria anterior seu dextra und A. Coronaria posterior seu sinistra. Beim Austritt aus dem Pericard teilt er sich in die Arteria anonyma sinistra und einen kurzen Gefäßstamm, der sich selbst alsbald in eine Arteria anonyma dextra und die Aorta descendens gabelt. Von den beiden Arteriae anonymae gehen nun sämtliche den Kopf, den Hals, die Brust und die vorderen Extremitäten versorgenden Arterien ab. Ihre Verzweigung kann auf sieben verschiedene Arten vor sich gehen. Die gebräuchlichste ist die, dass sich die Art. anonymae in einen Truncus caroticus und eine A. subclavia teilen, der Truncus caroticus dann in eine Arteria vertebralis, A. comes vagi und A. carotis comm., und die A. subclavia in die Arteriae sterno-claviculares, A. axillares und A. thoracicae. Die Aorta descendens gibt neben kleineren Intercoastal-, Lumbal- und Spermatikaarterien eine Arteria coeliaca, eine A. mesenterica superior und eine Arteria mesenterica inferior ab. Darauf folgen die paarigen Arteriae crurales, von denen unter andern einige Nierenarterien und die beiden nur schwachen A. femorales abzweigen, und schliesslich in der Bifurcatio die ebenfalls paarigen Arteriae ischiadicae, die Hauptgefässe der unteren Extremitäten, die ebenfalls noch Nierenarterien abgeben und sich etwa in Kniehöhe in die A. tibialis ant. und post. teilen. Distal der Bifurcatio ist die Aorta descendens nur noch schwach. Sie gibt noch die paarigen Art. pudendae comm. ab und endet schliesslich als Aorta caudalis im Schwanze.

Unsere eigenen Untersuchungen erstrecken sich in der Hauptsache auf die Gefässe von Enten und Gänsen, doch wurden ausserdem auch solche von Tauben, vom Eichelhäher, Blässhuhn und Grünfink mit herangezogen. Untersucht wurden so ziemlich alle grossen und mittleren Gefässe, nämlich die Arteria Coronaria cordis, die Aorta in ihrer ganzen Ausdehnung, die A. anonyma, A. Carotis, Gehirnarterien, die A. vertebralis, A. subclavia, A. axillaris, Flügelarterien, Intercoastal-, Lumbal-, Spermatikaarterien, die A. coeliaca, A. mesenteria superior und inferior, die A. cruralis, A. femoralis, A. ischiadica, die Renalarterien, die A. pudenda communis und die Art. pulmonalis.

Art. Coronaria cordis. Durch eine Veröffentlichung von Edholm wurde unsere Aufmerksamkeit besonders auf die Histologie der Coronararterien gelenkt, die sonst wohl nicht wären berücksichtigt worden. Edholm beschreibt den sehr eigentümlichen Bau der A. Coronaria cordis des Menschen. Er findet die Media durch eine starke, gefensterte elastische Membran in zwei Schichten geteilt. Die innere ist etwas dicker, besteht aus longi-

tudinal verlaufenden, an Masse etwa gleich starken Bindegewebs- und glatten Muskelfasern und enthält die Hauptmasse der elastischen Substanz in Form von Längsfasern, die aber trotz der Nähe des Herzens weit spärlicher sind als in der Aorta. Die äussere Schicht besteht aus konzentrisch angeordneter Muskulatur, welcher vereinzelte Bindegewebsfasern eingelagert sind. Ihr Reichtum an elastischen Fasern ist nur gering und entspricht dem der *A. femoralis*. Die trennende elastische Membran findet sich nur distalwärts. Die *Elastica externa* ist stark entwickelt, desgleichen die aus longitudinalen Bindegewebsfasern bestehende *Adventitia*.

Über den Bau der Coronararterien bei Vögeln konnten wir in der Literatur keine Angaben finden; auch Argand beschreibt sie nicht. Wie wir sehen werden, ist hier das Bild etwas anders als beim Menschen.

Die Coronararterien stellen ein Schulbeispiel für die schroffe Übergangsart dar. Sie bekommen aus dem *Truncus arteriosus* bei ihrem Abgange eine rein elastische *Accessoria* mit stattlichen Lamellen mit auf den Weg. Jedoch schon ehe die *A. coronaria* sich vollständig vom *Truncus* getrennt hat, treten in dem vom *Truncus* am weitesten abgelegenen, der Einflussoffnung aus dem *Truncus* gegenüber liegenden Wandungsteile der Arterie nahe an der *Elastica interna* Muskelinseln auf, die sich schnell ausbreiten und in der *Accessoria* zunächst in den inneren, dann aber weiter vordringend, auch in den äusseren Lagen der dem *Truncus* abgekehrten Wandung, sowie in den inneren Lagen der seitlichen Wände überraschend plötzlich den muskulösen Typ zur Herrschaft bringen. Das Bild einer Schnittserie durch den Abgang der *Art. coronaria* aus dem *Truncus* wechselt also folgendermaßen: Zuerst ist das der Ausflussoffnung aus dem *Truncus* gegenüberliegende Wandungsviertel hybrid, und die beiden Seitenwandungen sind elastisch, dann wird jenes muskulös und diese werden hybrid, darauf erfolgt die Trennung der *Art. coronaria* vom *Truncus* und die Schliessung des Gefässes durch eine rein elastische *Accessoria*, so dass in dieser Höhe auf einem Schnitte der elastische, der hybride und der muskulöse Typ nebeneinander zu finden sind. Mit wachsender Entfernung vom *Truncus arteriosus* nehmen die elastischen Elemente schnell weiter ab und dafür die kontraktilen zu. Bald darauf zeigen die Gefässe nur noch muskulösen und

hybriden und schliesslich rein muskulösen Typ. Doch hält sich der hybride Typ auf der dem Herzen aufliegenden Wandungshälfte noch ziemlich lange. Solch ein hybrides Gefäss zeigt die Abb. 11, ein muskulöses die Abb. 12.

Die Rückbildung der elastischen Lamellen beim Übergange geschieht meist derart, dass die jeweilig zu innerst gelegene Lamelle sich mehr oder weniger stark konvex in die vor ihr liegende Muskularis vorbuchtet und dabei zugleich in gröbere und feinere Fasern sich auflöst, die wie Blumengehänge auszu-sehen pflegen und häufig beiderseits an eigentümlichen, aus einem dichten Fasergewirr bestehenden elastischen Bindegewebsknoten inserieren. Diese konvexen Fasern wollen wir als Konvexfasern und die elastischen Bindegewebsknoten als elastische Pfeiler bezeichnen. Auf Abb. 11 sind diese Verhältnisse erkennbar. Wir werden den Konvexfasern später noch einmal begegnen.

Über den Bau der muskulösen Tuniken lässt sich folgendes sagen. Die *Elastica interna* liegt in den proximalen Gefässtteilen unmittelbar unter dem Endothel, in den distalen dagegen kommt eine Einlagerung von einer schwachen fibrillären Lage zwischen beiden vor. Häufig ist sie aufgespalten, distalwärts wird sie gelegentlich sehr schwach, ja sie kann sogar ganz verschwinden und wird dann durch eine einreihige Lage elastischer Längsfasern ersetzt, deren runde Querschnitte deutlich erkennbar sind. (Abb. 12). Je reiner die *Accessoria* den muskulösen Typ ausbildet, um so stärker tritt die von Edholm auch an menschlichen Coronararterien beschriebene Zweiteilung der *Accessoria* auf. Doch erreicht die innere, longitudinale Muskularis bei der Ente und der Gans selten eine der konzentrischen Muskularis gleich kommende Ausdehnung. Ebenfalls finden wir bei ihnen nie eine als Scheidewand zwischen den beiden Schichten funktionierende gefensterte Membran. In diesen Punkten weicht also die *A. coronaria* bei den Vögeln, wie es scheint, von der des Menschen ab. Was die Verteilung des elastischen Gewebes anbelangt, ist die innere longitudinale Muskularis hauptsächlich der Sitz longitudinaler elastischer Fasern, hingegen die äussere konzentrische der von Radiärfasern (Abb. 12). Zwar ist der Gesamtgehalt an elastischem Gewebe in der *A. coronaria* in den distalen muskulösen Teilen nur noch unbedeutend, aber trotzdem oder vielleicht gerade deshalb sind in ihr die Radiärfasern und andere

feinere Faserstrukturen gut ausgebildet. R_1 und R_3 Fasern sind seltener, häufiger dagegen R_2 Fasern, die zumeist gespannt sind und daher die *Elastica interna*, an der sie inserieren, zum Teil stark einziehen. Man gewinnt hierdurch eine Vorstellung davon, wie die Erweiterung der Gefäße nach der Kontraktion nun eigentlich vor sich geht. Statt der R_3 Fasern finden sich häufig die von Bonnet beschriebenen Gabelfasern, die in einem nach dem Lumen zu konvexen Bogen von der *Elastica externa* aus in die *Accessoria* hineinstrahlen.

Die *Elastica externa* besteht aus einer Lage dichtgedrängter, starker elastischer Längsfasern der *Conjunctiva*, der sich in den äussersten Lagen der *Accessoria* als letztes Überbleibsel vom hybriden Typ her häufig noch Reste der konzentrischen Lamellen auflagern. Von der *Elastica externa* ragen gelegentlich kleine Zapfen elastischen Gewebes in die *Accessoria* hinein, die an die elastischen Pfeiler der Konvexfasern beim Übergang zum hybriden Typ erinnern und den Ausgangspunkt eines Strahlenbüschels von Radiär- und Gabelfasern zu bilden pflegen, wie es Rothfeld beschreibt (R_4 Fasern). Es scheint uns, dass sowohl diese Zapfen und Pfeiler, wie auch die Bonnetschen Gabelfasern und die Konvexfasern derselben Natur sind, wie sich denn auch zwischen ihnen alle Übergänge finden. Ursprünglich stehen die elastischen Pfeiler mitten in der hybriden *Accessoria* auf der Grenze zwischen der muskulösen und elastischen Schicht. Mit der Annäherung an den muskulösen Typ und dem damit verbundenen Rückgange des elastischen Gewebes werden sie schwächer und ziehen sich auf die *Elastica* zurück, wo sie jetzt nur noch die Gestalt kleiner Zapfen haben. Zugleich nehmen die ursprünglich nur schwach gekrümmten Konvexfasern eine stärkere Krümmung an und gehen so in die Gabelfasern über. Es ist hierzu zu bemerken, dass diese Pfeiler und Zapfen nicht etwa massive Komplexe elastischen Gewebes, sondern, wie schon oben gesagt wurde, einen dichten Knoten starker elastischer Fasern, meist longitudinaler Richtung, darstellen.

Besonders haben wir die *A. coronaria* noch auf die von Bonnet beschriebenen Bogen- oder Guirlandenfasern hin untersucht, weil sie uns bei dem hohen Grade der Differenzierung, die das elastische Gewebe in ihnen zeigt, ein günstiges Untersuchungsobjekt zu sein schienen. Jedoch sind die Ergebnisse negativ ausgefallen.

Nur in zwei Fällen konnten wir Fasern feststellen, die annähernd die von Bonnet beschriebene Struktur aufweisen: Fasern, die zwar von einer Faltenkuppe der *Elastica interna* zur andern ziehen, aber doch den einheitlichen Zug vermissen lassen, den die von Bonnet aus der *A. lienalis hominis* abgebildeten Bogenfasern aufweisen. Immerhin lässt sich aber sagen, dass die Art. *Coronariae cordis* der Vögel recht dankbare Untersuchungsobjekte sind, einmal, weil sich an ihnen sehr gut der schroffste Übergang vom elastischen zum muskulösen Typ studieren lässt, den man sich wohl denken kann, und dann wegen der Mannigfaltigkeit in der Differenzierung der elastischen Faserelemente der *Accessoria*, die wohl ihren Grund in der besonderen funktionellen Anpassung der *A. Coronaria* an das in ständiger rhythmischer Bewegung befindliche Widerlager haben dürfte.

Aorta. Im *Truncus* und der *Aorta thoracica* ist der Wandungsbaue rein elastisch. Starke elastische Lamellensysteme wechseln mit schmalen, konzentrischen Muskelbändern ab. In der *Intima* der Autoren verlaufen die elastischen Elemente longitudinal, in der *Media* konzentrisch. Feinere elastische Strukturen finden sich nicht.

Bis zum Abgange der *A. coeliaca* ändert sich der Wandungsbaue wenig. Er bleibt elastisch, lediglich die Stärke der elastischen Lamellen nimmt ab, auch verschwindet die longitudinale *Intima*.

Nach Abgang der *A. coeliaca* beginnt der Übergang der *Aorta descendens* vom elastischen zum hybriden Typ, merkwürdigerweise aber nicht auf dem ganzen Umfange des Gefässes, sondern zunächst nur in den ventralen Wandungsteilen, während die dorsalen, der Wirbelsäule aufliegenden Teile zunächst noch elastisch bleiben. Ein Schnitt durch die *Aorta descendens* zwischen dem Abgange der *A. coeliaca* und *A. mesenterica superior* zeigt daher ähnliche Verhältnisse, wie wir sie für die *A. Coronaria cordis* beschrieben. Die Abb. 13—15 bringen sie zur Darstellung. Alle drei Bilder sind von demselben Schnitte genommen. Abb. 13 zeigt die elastische dorsale Wandung, Abb. 15 die noch schwach hybride ventrale Wand und Abb. 14 die laterale Ansicht mit dem Übergange zwischen beiden. Auch hier finden sich, wie bei der *A. Coronaria*, die dicken elastischen Pfeiler, hingegen werden Konvexfasern nicht beobachtet. In Mengen finden sich R_1 und R_3 Fasern, die mit den kon-

zentrischen elastischen Elementen dichte, zierliche Gerüstwerke bilden.

Nach dem Abgange der *A. mesenterica superior* ändert sich der Bau der *Aorta descendens* insofern, als die dorsale Wand ebenfalls hybrid wird. Trotzdem bleibt ihre Dicke die gleiche, während die der ventralen infolge weiterer Annäherung an den muskulösen Typ wächst, so dass sich ihre Wandungsstärken wie 1 : 2 verhalten. Diese Verhältnisse bleiben bis zum Abgange der *Ischiadicaarterien* unverändert die gleichen, erst distal der *Bifurcatio* findet sich wieder die gleiche Wandstärke in der ganzen Gefässwand (Einwirkung der Auflagerung auf die Wirbelsäule).

Aus den konzentrischen elastischen Lamellen in den äussersten Lagen der *Accessoria* verschwinden nach Abgang der *A. mesenterica superior* die Muskelfasern sehr schnell, wodurch diese Lamellen aus der *Accessoria* ausscheiden und als konzentrische *Elastica externa* der *Conjunctiva* zuzurechnen sind. Wir finden daher gleich nach dem Abgange der Eingeweidearterien in der *Aorta* den gemischten Typ. Eine grosse Zahl von Zirkulärfasern bildet hier mit R_1 und R_3 Fasern stark verschlungene Netze mit engeren und weiteren Maschen. Dieser gemischte Typ erhält sich distalwärts weithin, erst nach dem Abgange der *A. pudenda comm.* wandelt er sich in den muskulösen um.

An besonderen elastischen Strukturen treten in der *Aorta* vom gemischten Typ, abgesehen von R_1 und R_3 Fasern und gelegentlichen Gabelfasern, bei der Abgabe grösserer Gefässe starke Systeme von Konvexfasern auf, die ihren Ausgang von elastischen Zapfen der *Elastica externa* oder von in die *Accessoria* eingelagerten elastischen Pfeilern nehmen. Abb. 16 und 23 bringen diese Verhältnisse auf Längsschnitten durch den Abgang der *A. ischiadica* und *A. pudenda comm.* von der *Aorta* zur Anschauung.

Art. anonyma mit Verzweigungen. Die *Art. anonyma* ist rein elastisch, ebenfalls der *Truncus caroticus* im proximalen Teile. Distalwärts geht dieser dann bald zum gemischten Typ über. Bereits die *A. Carotis comm.* und *A. vertebralis* zeigen einen dem muskulösen sehr angenäherten Wandungsbau, wie ihn etwa die *Aorta* kurz vor Abgang der *A. pudenda comm.* aufweist. In ihnen finden sich viele R_1 und R_3 Fasern, in der *A. vertebralis* treten häufiger auch Gabelfasern auf. Abb. 17 stellt auf einem Schnitt durch die *Art. vertebralis* einen elastischen

Pfeiler dar, an dem beim Abgange eines kleineren Gefässes die gesamten konzentrischen elastischen Elemente der Accessoria inserieren. Einen ähnlichen Schnitt hat auch Argand zur Erläuterung der Astabgabe bei Visceralarterien abgebildet.

Sobald die Arterien in die Schädelhöhle eintreten, gehen sie zum rein muskulösen Typ über (Triepel). An elastischen Elementen findet sich dann in ihnen nur noch die *Elastica interna* und *externa*, und zwar in sehr schwacher Ausbildung, sonst aber auch nicht eine einzige Faser. Abb. 18 zeigt diese Verhältnisse an einem Schnitte durch einen Zweig der *Art. ophthalmica*.

Die *A. axillaris* ist wie die proximalen Teile des *Truncus caroticus* noch elastisch. Der elastische Typ setzt sich auch in den Flügelarterien fort, erst in der *A. radialis* beginnt allmählich die Umwandlung zum muskulösen Typ.

Eingeweidearterien. Die *A. coeliaca* entspringt aus der Aorta als elastisches Gefäss, geht aber sogleich durch schroffen Übergang zum gemischten Typ über, den sie noch weithin in ihren Verzweigungen beibehält. Die Muskularis enthält zahlreiche konzentrische elastische Fasersysteme, zwischen denen sich ein reiches Netzwerk von Radiärfasern und anderen Faserelementen ausspannt. Häufig beobachtet man in der *A. coeliaca* und ihren Verzweigungen, besonders vor der Abgabe eines Seitenastes, Gabelfasern und Büschel von R_4 Fasern, das heisst solche, die von einem aus der *Elastica externa* herausragenden elastischen Zapfen ihren Ursprung nehmen. Abb. 21 und 22 zeigen diese Strukturen. Abb. 22 stellt einen Schnitt durch eine Abzweigung selbst dar. Das abgebildete Wandungsstück gehört zu dem abgehenden kleineren Gefässe und ist etwas schräg getroffen. Abb. 21 zeigt einen Querschnitt durch dasselbe Gefäss in kurzem Abstände von der Abzweigung.

Bei den *A. mesentericae* liegen die Verhältnisse ähnlich. Sie gehören ebenfalls zum gemischten Typ und wandeln sich nur sehr allmählich zum muskulösen um. Auch bei ihnen sind auf jedem Schnitte zahlreiche R^1 und R_3 sowie Gabelfasern zu beobachten.

Die Renalarterien sind in ihren Ursprüngen noch vom gemischten Typ, doch vermindert sich in ihnen das elastische Gewebe sehr bald, und allmählich gehen sie so in den muskulösen über. Sie zeigen ebenfalls grossen Reichtum an R_1 und R_3 , sowie Gabelfasern. Es kommen auch R_2 und R_4 Fasern vor.

Untere Extremitätenarterien. Im Gegensatz zu den Arterien der oberen Extremitäten besitzen die der unteren schon vom Ursprung an den gemischten Typ. In den proximalen Teilen der *A. ischiadica* ist die Masse der elastischen Fasern in der *Accessoria* nur noch gering. In der Struktur ähneln sie sehr denen der Eingeweidearterien, was besonders durch die Bildung von dichten Faserbüscheln an der *Elastica externa* zum Ausdruck kommt. Die *A. ischiadica* ist reich an R_1 und R_3 Fasern, die mit den Zirkulärfasern mannigfaltige Netzwerke bilden. Weiter distal geht sie in ihren Fortsetzungen zum muskulösen Typ über.

Ähnlich wie die *A. ischiadica* verhält sich die *A. cruralis*. Auch sie ist vom Ursprung an vom gemischten Typ, zeigt aber weiter distalwärts als die *Art. femoralis* schon den muskulösen. Die *A. femoralis* ist reich an feineren Faserstrukturen. In ihr finden sich neben den anderen schon häufiger beschriebenen Fasern auch R_5 Fasern. Eine solche ist als Abb. 19 abgebildet: eine dicke, von der *Elastica externa* ausgehende Radiärfaser, die in ihrem Verlaufe durch Abgabe von Seitenfasern allmählich zerfällt. Abb. 20 zeigt wieder ein von einem elastischen Zapfen ausgehendes Faserbüschel (R_4 Faser).

Art. pulmonalis. Die *A. pulmonalis* ist in ihrem Verlaufe vom Truncus bis zur Lunge ein elastisches Gefäß. Sie besitzt ziemlich breite, von zwei starken elastischen Lamellen eingefasste konzentrische Muskelbänder, zwischen denen sich ein Geflecht von elastischen Fasern ausbreitet. Dieses Bild ist für die elastische *Art. pulmonalis* der Vögel typisch. Feinere elastische Strukturen finden sich nicht. Erst mit dem Eintritt in die Lunge geht die *A. pulmonalis* ziemlich schroff zum muskulösen Typ über.

Zusammenfassung. Bei den Vögeln gehören zum elastischen Typ der Truncus arteriosus, die Aorta bis nach Abgabe der *A. coeliaca*, die *A. anonyma*, *A. subclavia* und *A. axillaris*, die proximalen Teile des Truncus caroticus und die *A. pulmonalis* ausserhalb der Lunge.

Den gemischten Typ zeigen die Aorta nach Abgabe der *A. mesenterica superior* bis nach Abgabe der *A. pudenda comm.*, die Eingeweidearterien in der weitaus grössten Strecke ihres Verlaufes, die Hals- und unteren Extremitätenarterien, sowie die der oberen Extremitäten von der *Art. radialis* an.

Die *A. Coronaria cordis*, die Gehirnarterien, die *A. pulmonalis* in der Lunge, sowie sämtliche Fortsetzungen der genannten Gefässe vom gemischten Typ sind muskulös.

Der schroffe Übergang findet sich hauptsächlich am Ursprunge der *A. Coronaria cordis* und der *A. coeliaca*, weniger schroff in der Aorta zwischen Abgang der *A. coeliaca* und *A. mesenterica superior*. In diesen Fällen findet sich auf kurze Strecken der hybride Typ. Alle übrigen Übergänge gehen allmählich vor sich.

Das elastische Gewebe tritt in den Arterien vom elastischen Typ in starken elastischen Membranen auf, in denen vom hybriden und gemischten Typ hauptsächlich als konzentrische Ringfasern und Lamellen. Stets ist in den Vogelarterien eine *Elastica externa* ausgebildet, die meist konzentrisch verläuft und bedeutende Stärke aufweist.

Feinere elastische Strukturen finden sich in grosser Menge. In allen Gefässen vom gemischten Typ kommen R_1 , R_3 und auch Gabelfasern vor, die mit den konzentrischen elastischen Elementen meist vielverflochtene Netzwerke bilden. Als Besonderheit treten in den Vogelarterien, besonders bei Astabgängen, Konvexfasern auf, die an elastischen Pfeilern inserieren, und in deren Nähe Büschel von R_4 Fasern, welche von aus der *Elastica externa* herausragenden elastischen Zapfen ihren Ursprung nehmen. Diese beiden Strukturen scheinen an die Abzweigungen gebunden zu sein. Besonders gut sind die feineren Fasern in den muskulösen Arterien ausgebildet, die noch etwa mittlere Grösse besitzen, wie in der *A. Coronaria* und *A. femoralis*. Hier finden sich neben anderen auch R_2 und R_5 Fasern.

III. Zusammenfassung und Ergebnisse.

Bei Haien finden sich Arterien vom hybriden, gemischten und muskulösen Typ mit konzentrisch gebauter Accessoria und wohl davon getrennter, longitudinal verlaufender Conjunctiva. In den Eingeweidearterien kann sich in der Accessoria an die Ringmuskelhaut nach aussen noch eine longitudinal verlaufende, stark bindegewebshaltige Muskelschicht anlagern. In dem der Wirbelsäule aufgelagerten Teile der Aortenwand verschwindet die Accessoria ganz oder teilweise. Die feineren elastischen Elemente bilden in der Accessoria Netzwerke. Es treten R_1 und R_3 , seltener R_2 Fasern auf.

Bei Knochenfischen finden wir Arterien von bindegewebigem Typ mit nur schwacher, wenig differenzierter Accessoria. Radiärfasern kommen nicht vor.

Bei Amphibien gehen die Arterien vom elastischen Typ im allmählichen Übergange nicht zum gemischten, sondern zum bindegewebigen Typ über. Dieser bindegewebige Typ ist für Amphibienarterien kennzeichnend. Erst sehr weit distalwärts wandelt er sich in den muskulösen um. Fast in allen Gefässen, besonders aber der mittleren Aorta descendens und den Eingeweidearterien, kann in der Accessoria neben der konzentrischen Ringmuskelhaut auch eine stark bindegewebshaltige Längsmuskelschicht auftreten. Das elastische Gewebe ist nur schwach differenziert. In den Arterien vom elastischen Typ findet man nur wenig echte Lamellen. Meist werden diese durch Geflechte sehr starker konzentrischer Fasern ersetzt. In den Arterien vom bindegewebigen Typ tritt ein Gefäß von sehr feinen elastischen Fäserchen auf. Radiärfasern kommen fast nur in Arterien von muskulösem oder annähernd muskulösem Typ vor, in solchen vom bindegewebigen Typ nur, wenn eine zusammenhängende Ringmuskelhaut vorhanden ist. Es sind spärliche R_1 und R_3 Fasern, seltener R_2 Fasern.

Bei Reptilien bewahren die Hauptgefässe weithin distalwärts den elastischen Typ. Vom gemischten Typ sind die Aorta descendens distalwärts von der Bifurcatio und die proximalen Äste der Extremitäten- und Eingeweidearterien. Die A. pulmonalis wie alle übrigen Arterien sind muskulös. Der Übergang erfolgt bei den Eingeweidearterien ziemlich schnell, ohne jedoch den hybriden Typ zu bewirken, in allen übrigen Fällen nur langsam und allmählich. In den Eingeweidearterien kann sich in der Accessoria, ähnlich wie bei den Haien und Lurchen, neben der Ringmuskelhaut noch eine mit vielem Bindegewebe durchsetzte Längsmuskelschicht einlagern. An feineren elastischen Elementen finden sich in den Arterien vom gemischten Typ R_1 und R_3 Fasern, Gerüstwerke bildend. In den muskulösen Arterien treten auch noch R_2 Fasern hinzu. Bei Iguana findet sich ein in die Aortenwurzel eingelagerter Knorpel, dessen Grösse und Gestalt schwankt. Ihm aufgelagerte Teile der Aortenwandung erfahren eine Verringerung ihrer Dicke.

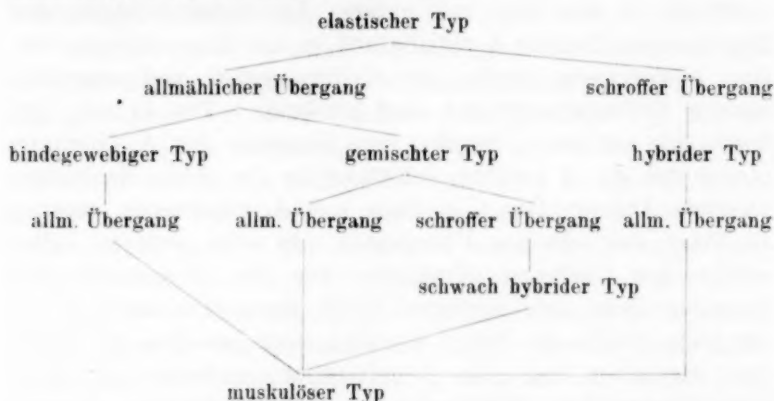
Bei Vögeln ist der elastische Typ festgestellt in der Aorta descendens bis zum Abgange der A. coeliaca, in den proximalen

Flügel- und Halsarterien und in der A. pulmonalis, der gemischte Typ in der Aorta descendens bis zum Abgange der A. pudenda communis, in den Hals- und unteren Extremitätenarterien, den Flügelarterien bis zur A. radialis und in den Eingeweidearterien. Die A. coronaria cordis, die Gehirnarterien und sämtliche übrigen Gefässfortsetzungen sind muskulös. Der hybride Typ findet sich auf kurze Strecken am Ursprung der A. Coronaria cordis und der A. coeliaca, schwächer in der Aorta descendens zwischen Abgang der A. coeliaca und A. mesenterica superior als Folge des schroffen Überganges. In allen anderen Fällen erfolgt der Übergang allmählich. Die der Wirbelsäule aufliegenden Teile der mittleren Aorta descendens besitzen nur die halbe Stärke der freien Wandung, auch bewahren sie länger den elastischen Typ. Die Vogelarterien zeichnen sich durch eine hochgradige Differenzierung des elastischen Gewebes aus. In sämtlichen Gefässen vom gemischten Typ kommen R_1 und R_3 Fasern, sowie Gabelfasern vor, in den muskulösen mittlerer Grösse auch R_2 und R_5 Fasern. Bei Astabgängen und Gefäßstellungen treten Konvexfasern und R_4 Fasern auf.

Aus dieser gedrängten, letzten Zusammenfassung wollen wir zum Schluss eine kurze Darstellung der Ergebnisse dieser Arbeit ableiten.

1. Wir unterscheiden mit Argand den elastischen, den hybriden, den gemischten, den muskulösen und den aberranten Typ. Bei der Untersuchung der Arterien von Fischen und Lurchen sahen wir uns genötigt, noch einen sechsten Arterientyp aufzustellen, den bindegewebigen. Dieser bindegewebige Typ wird charakterisiert durch das Überwiegen des Bindegewebes über die kontraktilen und elastischen Elemente in der Accessoria. Es kann hier eine geschlossene innere Ringmuskelhaut auftreten, aber stets wird sie nach aussen zu mehr und mehr von Bindegewebe durchsetzt und geht so ganz allmählich in die Conjunctiva über. Der bindegewebige Typ entwickelt sich aus dem elastischen Typ in der Weise, dass die starken elastischen Fasersysteme allmählich verschwinden, wie beim Übergange in den gemischten Typ, dass zugleich aber die Muskelfasern gar nicht oder nur in geringem Maße zunehmen. Er kennzeichnet sich dadurch als ein primitiver Arterientyp.

Das System der Arterientypen würde sich also nach unserer Auffassung folgendermassen gestalten:



2. Vergleicht man den Wechsel der einzelnen Arterientypen in den verschiedenen Wirbeltierklassen, so sieht man, dass er keineswegs gleichmässig erfolgt. Bei den Haien zeigt nach Argand nur der Truncus arteriosus elastischen Typ, bei den Lurchen dagegen der Truncus arteriosus und die proximalen Teile der Aortenbögen, bei den Reptilien auch noch die Aorta bis zur Bifurcatio, bei den Vögeln aber wieder nur bis zum Abgange der A. coeliaca. Ein ähnliches Beispiel ist die A. pulmonalis. In ihrem Verlaufe ausserhalb der Lunge ist sie bei den Reptilien muskulös, bei den Vögeln dagegen elastisch. Welche Gründe dafür vorliegen, bleibt weiteren Untersuchungen überlassen.

3. In den Arterien von Haien, Amphibien und Reptilien kommen ausserhalb der konzentrisch gebauten Accessoria häufig Einlagerungen von longitudinal verlaufenden Schichten vor, die zahlreiche Muskelfasern enthalten und allmählich ohne Begrenzung in die Conjunctiva übergehen. Diese Schichten sind nach den von uns übernommenen Definitionen Bonnets der Accessoria zuzurechnen. Sie finden sich hauptsächlich in Arterien, welche häufigen Veränderungen ihrer Lage ausgesetzt sind, wie in den Eingeweidearterien und in der nur sehr locker der Wirbelsäule auflagernden Aorta descendens von Cryptobranchus. Möglicherweise stellen sie eine funktionelle Anpassung an die das Arterienrohr von aussen her beeinflussenden Bedingungen dar. Doch fällt auf, dass sie sich bei Vögeln nicht mehr finden.

Die von Dragendorff morphologisch untersuchten und beschriebenen Wulstbildungen, die bei Amphibien und Reptilien beim Abgange von Gefässen in das Lumen der Arterien hineinragen, bestehen histologisch aus einem Bündel längsverlaufender Muskelfasern, welche in ein ebenfalls längsverlaufendes, dichtes elastisches Fasergeflecht eingelagert sind. Ihr Verhalten zur *Elastica interna* ist verschieden. Sie können zwischen Endothel und *Elastica interna* wie zwischen *Elastica interna* und der Ringmuskelhaut der Accessoria eingelagert sein, ja die *Elastica interna* kann sich spalten und das Gewebsbündel in sich einschliessen. Nie aber haben diese Wulstbildungen Einfluss auf den Bau der Ringmuskelhaut der Accessoria.

5. Eine Verringerung der Wandungsstärke wird beobachtet bei der Aorta descendens der Haie infolge Auflagerung auf die Wirbelsäule, beim Truncus arteriosus von Iguana infolge Auflagerung auf den Herzknorpel, und bei der Aorta descendens von Vögeln ebenfalls infolge Auflagerung auf die Wirbelsäule. Auch wird festgestellt, dass sich in der der Wirbelsäule aufliegenden Wandungshälfte hier der elastische Typ länger erhält als in der freien Wandung.

6. Bei Iguana findet sich in der Aortenwurzel in der interarteriellen Scheidewand des Truncus ein Knorpel eingelagert, dessen Grösse und Gestalt individuell schwankt.

7. Radiärfasern und andere feinere Faserstrukturen sind in ihrem Vorkommen auf Arterien vom gemischten und muskulösen Typ beschränkt. Bei Anamnioten und Reptilien treten sie nur erst sehr spärlich auf, und auch nur als R_1 und R_3 Fasern, in muskulösen Arterien gelegentlich auch als R_2 Fasern. Erst bei den Vögeln setzt die Differenzierung der feineren elastischen Faserstrukturen ein. Hier finden sich von den durch die Autoren beim Menschen beschriebenen Faserarten ausser den R_1 , R_2 und R_3 Fasern auch zahlreiche Gabelfasern und R_4 Fasern. Diese letzteren stehen meist im Zusammenhang mit dem schroffen Übergange vom elastischen zum muskulösen Typ und finden sich daher vorzugsweise bei Arterien vom hybriden Typ. Ihnen verwandt sind die bei Teilung oder Astabgabe häufig in Arterien vom gemischten Typ auftretenden Konvexfasern. Die von Rothfeld beschriebenen R_5 Fasern dagegen wurden nur in einem Falle beobachtet, und die von Bonnet beschriebenen und abgebildeten

Bogen- oder Girlandenfasern konnten überhaupt nicht festgestellt werden.

8. Vergleicht man zum Schluss den Gesamthabitus der Arterienwandungen der Anamnioten und Sauropsiden untereinander, so lässt sich unverkennbar eine Aufwärtsentwicklung unter ihnen feststellen. Bei den Fischen sind die Wandungen schwach und wenig differenziert. Bei den Amphibien sind sie ebenfalls noch dünnwandig im Verhältnis zum Lumen, und stark mit Bindegewebe durchsetzt, daher auch meist in kollabiertem Zustande. Die Muskelfasern sind nur schwach ausgebildet und das elastische Gewebe wenig differenziert. Bei den Reptilien stehen Wandung und Lumen in dem von menschlichen Arterien her gewohnten Verhältnis. Die Muskelfasern haben sich zu einer starken Ringmuskelhaut zusammengeschlossen, nur selten finden sich noch bindegewebshaltige äussere Längsmuskelschichten. Feinere elastische Faserstrukturen sind aber immer noch selten. Bei den Vögeln endlich verschwinden auch die Längsmuskelschichten und das elastische Gewebe erreicht einen hohen Grad der Differenzierung. Lediglich die Haifischerarterien fallen aus diesem Schema heraus. Sie zeigen einen höheren Grad der Ausbildung als man der Entwicklungsstufe der Selachier nach annehmen sollte.

Am Schluss unserer Ausführungen angelangt, ist es uns eine angenehme Pflicht, allen denjenigen Herren unsern verbindlichsten Dank auszusprechen, die durch Rat und Tat uns unterstützt haben: in erster Linie Herrn Geh. Medizinalrat O. Hertwig, auf dessen Anregung auch diese Arbeit zurückgeht, ferner den Herren Prof. Dr. R. Krause und Prof. Dr. Poll; für die Beschaffung des Materials u. a. Herrn Geheimrat Heinke, Direktor der Königl. biolog. Anstalt auf Helgoland, und für die Anfertigung der Lichtbilder Frl. Lotte Winkler aus Wilmersdorf und Herrn Hannes Schombardt aus Braunschweig.

IV. Tafelerklärungen.

Tafel I.

- Abb. 1. *Cryptobranchus japonicus*, Querschnitt durch einen Aortenbogen, nahe der Radix Aortae. Hybrider Typ, R₁ Faser.
- Abb. 2. *Cryptobranchus japonicus*, Querschnitt durch die Aorta descendens, Hybrider Typ, links ein Dragendorfscher Wulst.
- Abb. 3. *Cryptobranchus japonicus*, Ramulus einer Art. mesenterica, quergeschnitten. Annäherung an den muskulösen Typ.
- Abb. 4. *Cryptobranchus japonicus*, Art. lienalis, quergeschnitten. Gem. Typ.
- Abb. 5. *Cryptobranchus japonicus*, A. mesenterica posterior, kurz nach Abgang von der Aorta descendens, längsgeschnitten. Hybrider Typ.
- Abb. 6. *Iguana tuberculata*. Aorta descendens vor Abgang der grossen Eingeweidearterien. Elastischer Typ. In das Lumen hineinragend ein Dragendorfscher Wulst.
- Abb. 7. *Iguana tuberculata*. Arteria brachialis. Fast muskulöser Typ, mit einem einzelnen elastischen Lamellensystem in der Mitte.
- Abb. 8. *Iguana tuberculata*. Truncus arteriosus. Knorpel in der interarteriellen Wand.
- Abb. 9. *Iguana tuberculata*. Art. pulmonalis, quergeschnitten. Muskulöser Typ. Elast. Gerüstwerk aus R₁, R₃ und R₂ Fasern.
- Abb. 10. *Lacerta agilis*. Art. pulmonalis. Rein muskulöser Typ.

Tafel II.

- Abb. 11. *Anas Boschas*. Art. coronaria cordis am Truncus arteriosus. Hybr. Typ. Elastische Pfeiler und Konvexfasern.
- Abb. 12. *Anser domesticus*. Art. coronaria cordis, distal. Muskulöser Typ. R₂ Fasern.
- Abb. 13. *Anas Boschas*. Aorta descendens nach Abgabe der Art. coeliaca. Dorsale Wandung, elast. Typ.
- Abb. 14. *Anas Boschas*. Derselbe Schnitt, laterale Wandung, hybrider Typ mit elast. Pfeilern.
- Abb. 15. *Anas Boschas*. Derselbe Schnitt, ventrale Wandung, muskulöser Typ. Elastisches Gerüstwerk aus Zirkulär- und Radiärfasern.
- Abb. 16. *Anas Boschas*. Aorta descendens am Abgange der Art. pudenda comm. Längsschnitt. Elast. Pfeiler und Konvexfasern.
- Abb. 17. *Anas Boschas*. Art. vertebralis. Musk. Typ. Elast. Pfeiler bei der Abgabe eines kleineren Seitenastes.
- Abb. 18. *Anser domesticus*. Art. ophthalmica. Gefäss aus der Schädelhöhle. Die Elastica interna ist das einzige elastische Element.
- Abb. 19. *Anser domesticus*. Art. femoralis. Muskulöser Typ. R₃ Faser.
- Abb. 20. *Anser domesticus*. Art. femoralis. Muskulöser Typ. R₄ Faser, konvexfaserartig von einem elast. Zapfen ihren Ursprung nehmend.
- Abb. 21. *Anser domesticus*. Art. coeliaca, kurz vor Astabgabe. R₄ Fasern und Gabelfasern.

Abb. 22. *Anser domesticus*. Art. coeliaca bei Astabgabe. Etwas schräg geschnitten. Elast. Zapfen und Konvexfasern.

Abb. 23. *Anas boschas*. Aorta descendens am Abgange der Art. ischiadica. Längsschnitt. Elast. Pfeiler und Konvexfasern.

Sämtliche Schnitte haben die gleiche, 200fache Vergrößerung

V. Literaturangaben.

Ein ausführliches Verzeichnis der einschlägigen Literatur bis 1896 findet sich bei Grünstein, bis 1908 bei Argaud.

1. 1878. Roux: Über die Verzweigung der Blutgefäße. Jen. Zeitschrift f. Nat., 12. Bd.
2. 1893. Thoma: Untersuchungen über die Histogenese und Histomechanik des Gefäßsystems. Stuttgart.
3. 1895. Bonnet: Vortrag über den Bau der Arterienwand. Deutsche med. Wochenschrift, Bd. 21.
4. 1896. Schiefferdecker: Bau der Wandungen der Blutgefäße. Vortrag. Sitzungsber. d. niederrhein. Ges. f. Naturkunde, Bonn.
5. 1896. Grünstein: Über den Bau der grösseren menschlichen Arterien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 47.
6. 1896. Triepel: Das elastische Gewebe in der Wand der Arterien der Schädelhöhle. Anat. Hefte, I, Bd. 7.
7. 1898. Triepel: Über die elastischen Eigenschaften des elastischen Bindegewebes, des fibrillären Bindegewebes und der glatten Muskulatur. Anat. Hefte, I, Bd. 10.
8. 1900. Schöppler: Über die feinere Struktur der Hirnarterien einiger Säugetiere. Anat. Hefte, I, Bd. 15.
9. 1901. Thoma: Über den Verzweigungsmodus der Arterien. Roux' Archiv, Bd. 12.
10. 1902. Triepel: Einführung in die physikalische Anatomie. Wiesbaden.
11. 1902. Suchard: Structure du bulbe, du coeur, du tronc artériel et des vaisseaux, qui partent de ce tronc chez quelques Batraciens. Arch. d'anatomie microsc., tom. V.
12. 1902. Thienel: Vergleichende Untersuchungen über den mikroskopischen Bau der Blutgefäße der Schultergliedmaßen usw. Diss., Bern.
13. 1903. Priebatsch: Über Histogenese der Aortenwand mit besonderer Berücksichtigung der elastischen Fasern. Diss., Berlin.
14. 1903. Ebener und Kölliker: Handbuch der Gewebelehre des Menschen, Bd. 3. Leipzig, 6. Aufl.
15. 1903. Busse: Vergleichende Untersuchungen über den mikroskopischen Bau der arteriellen Blutgefäße des Beckens und der Beckengliedmaßen usw. Diss., Zürich.
16. 1903. Argaud: Recherches sur la structure des artères chez l'homme. Thèse, Toulouse.

17. 1904. Baum und Thienel: Über Besonderheiten im Bau der Blutgefäße. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 63.
18. 1904. Reissinger: Vergleichende Untersuchungen über den mikroskopischen Bau der arteriellen Blutgefäße des Kopfes und Halses der Haussäugetiere. Diss., Bern.
19. 1904. Argaud: Structure des artères chez les oiseaux. C. r. des Anatomistes. Toulouse.
20. 1905. Bärner: Über den histologischen Bau der Arterien in der Brust- und Bauchhöhle des Pferdes mit besonderer Berücksichtigung der Anpassung dieser Gefäße an die Umgebung. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 40.
21. 1905. Argaud: Structure des artères chez les Reptiles. Bibliogr. anatom.
22. 1907. Schöppler: Über die feinere Struktur der Hirnarterien einiger Säuger. Anat. Hefte, I, Bd. 34.
23. 1907. Dürck: Über eine neue Art von Fasern im Bindegewebe und in der Blutgefäßwand. Virch. Arch., Bd. 189.
24. 1907. Bonnet: Über den Bau der Arterienwand. Sitzungsber. der niederrhein. Gesellsch. f. Naturk., Bonn.
25. 1908/09. Argaud: Recherches sur l'histotopographie des éléments contractiles et conjonctifs des parois artérielles chez les Mollusques et les Vertébrés. Journal de l'Anat. et de la Physiolog., année 44 et 45, Paris.
26. 1909. Bory: Rôle de la tunique interne dans la constitution des parois artérielles. C. r. Soc. Biolog., Paris, tom. 66.
27. 1910. Bory: De l'édification élastique dans les artères de l'embryon. C. r. Soc. Biolog., Paris, tome 67.
28. 1910. Oppel: Über die gestaltliche Anpassung der Blutgefäße. Leipzig.
29. 1911. Dragendorf: Über die Formen der Abzweigungsstellen von Arterien bei den Wirbeltieren. Anat. Hefte, I, Bd. 42.
30. 1911. Rothfeld: Zur Kenntnis der radiären elastischen Fasern in der Blutgefäßwand. Anat. Anz., Bd. 38.
31. 1911. Vanzetti: Sur la présence du tissu cartilagineux dans le coeur du lapin. Arch. ital. de biologie, tom. 56.
32. 1912. Favaro: Sulle cartilagini cardiache dei Mammiferi. Atti Accad. Sc., Padova, Vol. 28.
33. 1912. Retterer et Lelièvre: Du développement et la structure des os du coeur de quelques ruminants. C. r. Soc. Biol., Paris, tom. 72.
34. 1912. Dieselben: Des variations de la structure du squelette cardiaque des Vertébrés. Ebendort.
35. 1912. Retterer et Neuville: Squelette cardiaque d'un vieil ours. Ebendort.
36. 1912. Bonnet: Über den Bau der Arterienwand, unter besonderer Berücksichtigung der Masse und Anordnung des elastischen, besser „gelben“ Bindegewebes. Anat. Anz., Ergänzungsheft zum Bd. 41.
37. 1912. Edholm: Über die Arteria coronaria cordis des Menschen. Anat. Anz., Bd. 42.

OFFICE OF THE PUBLISHER: 535 N. Dearborn St., Chicago, Ill.
Subscription price, \$5.00 per annum in advance.
Single copies, 15 cents.

Entered as second-class matter, May 2, 1912, under
post office number 383, at Chicago, Ill., under
special agreement of post office and general
delivery.

Acceptance for mailing at special rate of postage
provided for in Act of October 3, 1917, authorized
on July 1, 1918.

Postpaid by order of the American Medical Association,
Chicago, Ill.

Copyright, 1919, by American Medical Association
Printed at the Chicago Press, Chicago, Ill.

Published by the American Medical Association,
535 N. Dearborn St., Chicago, Ill.

Subscription orders, notices of change of address,
and all correspondence should be sent to the
Publisher.

Claims for missing issues will only be considered
if made immediately on receipt of succeeding issue.

Entered as second-class matter, May 2, 1912, under
post office number 383, at Chicago, Ill., under
special agreement of post office and general
delivery.

Acceptance for mailing at special rate of postage
provided for in Act of October 3, 1917, authorized
on July 1, 1918.

Postpaid by order of the American Medical Association,
Chicago, Ill.

Copyright, 1919, by American Medical Association
Printed at the Chicago Press, Chicago, Ill.

Published by the American Medical Association,
535 N. Dearborn St., Chicago, Ill.

Subscription orders, notices of change of address,
and all correspondence should be sent to the
Publisher.

Claims for missing issues will only be considered
if made immediately on receipt of succeeding issue.

Entered as second-class matter, May 2, 1912, under
post office number 383, at Chicago, Ill., under
special agreement of post office and general
delivery.

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Kristiania.

Zur Kenntnis der Zellgranula.

Untersuchungen über den feineren Bau der Haut von

***Myxine glutinosa*.**

Von

K. E. Schreiner.

I. Teil. Erste Hälfte.

Hierzu Tafel III—VIII und 15 Textfiguren.

Inhalt:

	Seite
Kapitel 1. Der jetzige Stand unserer Kenntnisse von den Zellgranula, von ihrer Entstehung, Umbildung und funktioneller Bedeutung .	79
Kapitel 2. Orientierende Übersicht über den feineren Bau der Haut von <i>Myxine</i> . Frühere Untersuchungen	114
Kapitel 3. Untersuchungsmethoden	123
Kapitel 4. Die Epidermis	124
A. Die indifferenten Bildungszellen	124
B. Die Drüsenzellen	156
1. Die Fadenzellen	156
2. Die grossen Schleimzellen	174
Tafelerklärung	185

Kapitel I.

Der jetzige Stand unserer Kenntnisse von den Zellgranula, ihrer Entstehung, Umbildung und funktionellen Bedeutung.

Ältere Plasmatheorien: Die Filartheorie Flemmings und die Granulatheorie Altmanns. Die Mitochondrien Bendas. Die Beziehung der Mitochondrien zu früher beschriebenen Plasmastrukturen. Der Ursprung der Plasmagranula. Die Benda-Mevessche Theorie von der Persistenz der Zellgranula und ihrer Rolle als Vererbungsträger. Goldschmidts Chromidialtheorie. Die Stellung von G. Retzius. Ziel der vorliegenden Arbeit. Literaturverzeichnis.

Nach der Begründung der modernen Zellenlehre durch die klassischen Arbeiten von Leydig und Max Schultze am Anfang der zweiten Hälfte vorigen Jahrhunderts folgte, wie allgemein bekannt, eine Periode in der Geschichte der Zellforschung, die vor

allem durch das Bestreben, in die feinere Struktur der lebenden Substanz, des Protoplasmas, Einblick zu gewinnen, gekennzeichnet wird. Zu Ende der achtziger Jahre des vorigen Jahrhunderts sehen wir die zahlreichen Einzelbeobachtungen über verschiedene Zellstrukturen in mehrere selbständige Theorien von dem allgemeinen Bau des Plasmas gesammelt. Die wichtigsten dieser sogenannten Plasmatheorien werden jedem unter den Namen der Netztheorie, der Wabentheorie oder Schaumtheorie, der Granulattheorie und der Filartheorie bekannt sein.

Von diesen Theorien gewann wohl die letzte, die Filartheorie, welche vor allem von Flemming stammt, unter den damaligen Zytologen die grösste Verbreitung und übte auf die Zellforschung der letzten Dezennien vorigen Jahrhunderts einen mächtigen Einfluss aus. Nach dieser Theorie lassen sich im Zellkörper sowohl der lebenden, wie der in geeigneter Weise fixierten Zellen ausser dem Kern und etwaigen besonderen Körnereinschlüssen zwei verschiedene Substanzen unterscheiden: feine Fäden und eine homogene Zwischensubstanz. Die ersteren stellen das Mitom oder die Filarmasse Flemmings dar, die letztere das Paramitom oder die Interfilarmasse. Innerhalb der feinen Fäden des Mitoms finden sich wieder oft reihenweise angeordnete Körnchen, sogenannten Mikrosomen (Van Beneden, Retzius).

Während die Anhänger der Filartheorie und der mit dieser eng verwandten Netztheorie die wichtigste Differenzierung des Plasmas in den Fäserchen sahen, sind nach der Granulattheorie die verschiedenen Zellstrukturen auf granuläre Zusammensetzung zurückzuführen.

Als der Urheber der Granulattheorie wird mit vollem Rechte R. Altmann genannt, obwohl auch er seine Vorgänger hatte (vgl. Schlater, 1899, S. 697–98).

In der Altmannschen Granulalehre (1890, 1894) finden wir die Ergebnisse ausgedehnter Untersuchungen, die mit einer bewundernswerten Genauigkeit und einer überlegenen Technik ausgeführt sind, mit den weitgehendsten theoretischen Spekulationen vereinigt.

Durch seine zielbewussten Untersuchungen, während der er fast ausschliesslich seine später so bekannte Fuchsin-Pikrinsäure-Methode benutzte, gelang es Altmann im Zellkörper der verschiedensten Zellenarten feine fuchsinophile Körnchen und Fäden

aufzufinden. Von den letzteren liess sich meistens eine Entstehung und Zusammensetzung aus Körnchen beobachten. In mehreren Zellengattungen meinte nun Altmann nicht nur ein Wachstum dieser Granula, sowie assimilierende Vorgänge an denselben feststellen, sondern auch die Fähigkeit der Selbstteilung konstatieren zu können. Weiter fand er, dass die Granula in den verschiedenen Zellen sich auf verschiedene Weise differenzieren und demgemäss sehr verschiedenartige Funktionen übernehmen können: In den Drüsenzellen geben sie zur Bildung der verschiedenen Sekretgranula Anlass; „sie besorgen das Geschäft der Kontraktilität, indem sie sich zu Fibrillen aneinanderreihen und umformen, und auch die Nervenleitung dürfte ihnen nicht fremd sein“.

Diese Beobachtungen führten Altmann dazu, in den Zellgranula die morphologischen Einheiten der lebenden Materie, die eigentlichen Elementarorganismen oder „Bioblasten“, wie er sie nannte, zu sehen, auf deren vitale Prozesse alle physiologischen Leistungen eines Organismus zurückgeführt werden müssten. Die Zellen, denen man früher diese Bedeutung zuerteilt hatte, seien in der Tat sowohl in biologischer wie morphologischer Hinsicht als zusammengesetzte Organismen, und zwar als Bioblastenkolonien zu betrachten. Wie man nun nach der zur Zeit Altmanns noch allgemein herrschenden Volvoxtheorie die Metazoenkörper sich durch die Vereinigung ursprünglich gleichwertiger Zellenindividuen zu einer Zellenkolonie hervorgegangen dachte, so sollten nun nach Altmann die Zellen als Bioblastenkolonien auf ähnliche Weise durch Vereinigung ursprünglich freilebender Bioblasten gebildet worden sein. Solche freilebenden Bioblasten meinte Altmann noch in den Mikrokokken wiedererkennen zu können.

Die leicht angreifbaren Seiten der theoretischen Spekulationen Altmanns, sowie die Einseitigkeit seiner Technik können uns den Widerspruch wohl erklären, den seine Lehre bei ihrem Erscheinen erregte und das Misstrauen, womit seine Befunde fast von allen Seiten empfangen wurden. Der bleibende Wert derselben hat sich jedoch in den 25 Jahren, die jetzt seit der Veröffentlichung des Sammelwerks Altmanns verflossen sind, in immer klarerer Weise kundgegeben. Ja, wir dürfen wohl sagen, dass die Untersuchungen Altmanns nach Abschälung ihres spekulativ-theoretischen Anhangs nie mit grösserem Interesse betrachtet worden sind und nie einen ehrenvolleren Platz in der zytologischen Forschung

eingonnen haben, als eben in unseren Tagen. Was hierzu vor allem beigetragen hat, ist das Hervorblühen eines neuen Sprosses auf dem Stamm der Zellforschung, der sogenannten Mitochondrienforschung.

Der Begriff der Mitochondrien stammt bekanntlich von Benda her, dem es durch eine von ihm erfundene Methode im Jahre 1897 gelang, im Protoplasma der Samenzellen der Maus Körnchen elektiv zu färben, von denen er nachweisen konnte, dass sie sich beim Aufbau des Spiralfadens der Spermien beteiligten.

Benda glaubte nun ursprünglich, dass diese Körnchen ein neuentdecktes, für die männlichen Geschlechtszellen spezifisches Plasmaelement darstellten, und dass seine neue Methode auf dasselbe spezifisch wirkte.

Es stellte sich aber bald heraus, dass sämtliche Voraussetzungen Bendas falsch waren. Nicht nur waren seine Mitochondrien von mehreren früheren Forschern (vor allen von A. v. Brunn, v. La Valette St. George und den Brüdern Zoja) nach Anwendung anderer Methoden in den männlichen Geschlechtszellen verschiedener Tiere gesehen und genau beschrieben worden, sondern ganz gleichartige Körnchen wie diejenigen der Samenzellen kamen, wie es Benda selbst nachzuweisen gelang, auch in manchen anderen Zellenarten vor.

Durch diesen Nachweis wurde Benda von seiner ursprünglichen Auffassung über die Natur der Fadenkörner als ein nur für eine kleinere Zellengattung (die männlichen Geschlechtszellen) spezifischer Plasmabestandteil allmählich weggeführt und gelangte zu dem Schluss, dass in diesen Körnern ein spezifischer Bestandteil der tierischen Zelle überhaupt, ein Zellorgan zu erblicken sei. Für diese Annahme sah Benda in dem isolierten Fortbestehen der Körner während der Mitose eine wichtige Stütze.

Die Untersuchungen Bendas erregten bei ihrer Veröffentlichung grosse Aufmerksamkeit und gaben zum Erscheinen zahlreicher Abhandlungen Anlass, in denen über das Auffinden von Mitochondrien in den verschiedenartigsten Zellen, sowohl von Tieren wie auch von Pflanzen, berichtet wurde.

Durch diese Untersuchungen, die zahlreiche neue Details über die Mitochondrien zutage förderten, wurde die Auffassung Bendas, dass sie einen überall verbreiteten Bestandteil der Zelle

darstellen und in den Mitosen von einer Zelle zu ihren Nachkommen übertragen werden können, im grossen Ganzen bestätigt.

Welche physiologische Rolle im Leben der Zelle sei nun diesem Zellbestandteil beizulegen, und in welche Beziehung sei er zu den übrigen Zellteilen und früher beschriebenen Zellstrukturen zu bringen? Dies sind die wichtigen Fragen, auf deren Beantwortung wir bald das Hauptbestreben der auf diesem Gebiete tätigen Zytologen gerichtet sehen.

Schon Benda hatte sich über die beiden Punkte in seinen Publikationen geäussert.

Was die physiologische Bedeutung der Mitochondrien betrifft, so hatte er ursprünglich (1899) die Hypothese ausgesprochen, dass sie ein motorisches Organ der Zelle darstellen. Für diese Hypothese, die in dem Vorkommen der Mitochondrien in dem lokomotorischen Teil der Spermien ihren Ausgangspunkt nimmt, sah Benda in seinen Beobachtungen über die chondriogene Natur der Wimperwurzeln der Flimmerzellen und die Beteiligung der Mitochondrien beim Aufbau der quergestreiften Muskelfibrillen eine weitere Stütze. In seinem Referat: „Die Mitochondria“ in den Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte (1903) glaubt er aber den Fadenkörnern eine viel wichtigere Bedeutung vindizieren zu müssen, und zwar „die Rolle eines der Faktoren der Vererbung“. Er stützt diese Auffassung erstens auf die Beobachtung, dass die Mitochondrien einen konstanten Bestandteil des Protoplasmas sowohl der Sexualzellen beider Geschlechter, wie der jungen Embryonalzellen darstellen, und weiter auf den Umstand, dass der aus den Mitochondrien gebildete Teil des Mittelstücks der Spermien unzweifelhaft bei der Befruchtung mit in das Ei dringt. Wenn man nun von den Mitochondrien weiss, dass sie individualisiert die Mitose überdauern, so lässt sich nach Benda mit Bestimmtheit voraussagen, dass sie „auch als individualisierte Bestandteile der männlichen Geschlechtszelle innerhalb der weiblichen wiedererscheinen und an der Befruchtung teilnehmen“ (S. 781).

Was die Frage anlangt, wie sich die Mitochondrien zu früher beschriebenen Zellstrukturen verhalten, spricht sich Benda im Jahre 1899 dahin aus, dass seine Körnchen besonders deutlich gemachte Zellmikrosomen darstellen, die sich durch ihre Beziehungen zu dem Mitom ruhender und sich teilender

Zellen scharf von den Altmannschen Körnchen unterscheiden. Doch hält er es nicht für ausgeschlossen, dass Altmann bisweilen, z. B. in den Leberzellen, Fadenkörner vor Augen gehabt haben könne. „Die scharfe Unterscheidung der von mir gesehenen Körner“, schreibt er (S. 7), „liegt eben in ihren Beziehungen zu dem Fadenwerk des Zelleibes, welches auch nach meiner Auffassung (in Übereinstimmung mit Flemming) die Grundlage der Zelleibstruktur bildet. Ich sehe meine Körner teils deutlich den Plasmafäden eingefügt, teils ergibt sich aus der Anordnung der Körner ihre Zugehörigkeit zu den Plasmafäden, die in denselben Präparaten nach Auswaschung der Körnerfärbung in voller Deutlichkeit erscheinen.“ Über das Verhalten der Mitochondrien zu den Fadenstrukturen sich teilender Zellen gelangte Benda zu dem Ergebnis, dass die Körnchen sich nie innerhalb der Fasern der Zentralspindel oder innerhalb der zu den Chromosomen ziehenden Hauptstrahlen finden, während dagegen die Hauptmasse der Polstrahlungen aus Körnerfäden bestehe.

Von späteren Mitochondrienforschern, die sich mit den oben erwähnten Fragen eingehend beschäftigt und zu ihrer Klarlegung wesentlich beigetragen haben, sind in erster Reihe Fr. Meves und Cl. Regaud zu nennen, deren Ergebnisse sich in vieler Hinsicht auf wertvollste Weise ergänzen.

Meves (1907, 1; 1908; 1910) vermochte durch seine Untersuchungen über das Vorkommen von Mitochondrien bei jungen Embryonen von Huhn und Säugetieren zu konstatieren, dass solche in sämtlichen Zellen in reichlicher Menge vorhanden waren. Sie erscheinen hier jedoch nur selten als Körner, viel häufiger als Stäbe oder mehr oder weniger lange, meistens gewundene, glatte Fäden, für welche er den Namen Chondriokonten vorschlägt. Während des weiteren Verlaufs der Entwicklung bilden nun nach den Ergebnissen von Meves diese Mitochondrien bzw. Chondriokonten die Anlagesubstanz für die verschiedensten Faserstrukturen, z. B. Myofibrillen, Neurofibrillen, Neurogliafasern und Bindegewebsfasern. Mit Benda nimmt Meves weiter an, dass auch die Wimperwurzeln der Flimmerzellen, die Stäbchenstrukturen der Nierenepithelien, die Kopulationsfäden der Fusszellen im funktionierenden Hoden, ja wahrscheinlich noch andere Fadenstrukturen mitochondrialer Herkunft sind. Genauer hat Meves jedoch nur die Bildung der Bindegewebsfibrillen untersucht (1910, 1).

Um die Rolle, welche die Mitochondrien nach diesen Untersuchungen in der Histogenese zu spielen scheinen, auch in ihrer Bezeichnung zum Ausdruck zu bringen, schlug Meves vor, sie Plastosomen zu nennen.

Während die oben erwähnten Untersuchungen von Meves das Vorkommen und das Schicksal der Mitochondrien in embryonalen Zellen behandeln, beschäftigen sich die Arbeiten Regauds mit der Rolle dieser Gebilde in Drüsenzellen. Es gelang Regaud (1909) in den Nierenzellen mehrerer Kaltblüter, sowie (zusammen mit Mawas, 1909) in den Speicheldrüsenzellen vom Esel und Menschen fadenförmige Mitochondrien aufzufinden, von denen er zu konstatieren vermochte, dass sie als die Bildungsstätten der Sekretkörner zu betrachten sind, indem die ersten Stadien der Sekretgranula („les plastes“ von Prenant) als Anschwellungen der Fäden entstehen.

Sowohl die Ergebnisse von Meves über die Bedeutung der Mitochondrien in der Histogenese, wie diejenigen von Regaud über ihre Rolle in sekretorischen Zellen sind durch zahlreiche Nachuntersuchungen geprüft und ihre Richtigkeit für viele Objekte bestätigt worden. (Genauere Literaturangaben bei Duesberg, 1912 und Eklöf, 1914.)

Die Frage, wie sich die Mitochondrien zu früher beschriebenen Zellbestandteilen verhalten, gewinnt natürlich mit der Kenntnis ihrer grossen histogenetischen und physiologischen Bedeutung in hohem Maße an Interesse.

Es ist wohl, wie schon oben kurz berührt, ausser jedem Zweifel, dass Benda ursprünglich der Meinung war, dass seine Mitochondrien ein neuentdeckter Zellbestandteil seien. In dieser Auffassung fand er auch während der ersten Jahre nach seiner Entdeckung bei zahlreichen anderen Forschern Beifall. So schreibt z. B. Meves noch im Jahre 1907 (1): „Benda hat das grosse Verdienst, in den von ihm so genannten Fadenkörnern oder Mitochondrien zuerst einen weitverbreiteten spezifischen Bestandteil der Zellen erkannt zu haben“ (S. 399). Weitere Untersuchungen haben jedoch gezeigt, dass diese Auffassung ein Irrtum war.

In der ersten seiner den Mitochondrien gewidmeten Untersuchungen glaubte Meves (1900) in Übereinstimmung mit Benda (vgl. o.) konstatieren zu können, dass die Fadenkörner in den ruhenden Samenzellen von *Paludina* und *Pygaera* eine intrafilare

Lage hatten, während er sie in der Mitose sowohl ausserhalb der Spindelfasern wie der Polstrahlungen liegen sah. Bald ist er aber, wovon seine erste Arbeit aus dem Jahre 1907 deutlich zeugt, betreffs des Verhaltens der Mitochondrien zu der Filarmasse Flemmings unsicher geworden, und als er die Mitochondrienmethoden auf diejenigen Objekte angewandt hatte, auf welche Flemming seine Fadenbaulehre gegründet hatte, und hier die Entdeckung gemacht, dass die Fäden, welche Flemming in lebenden Gewebszellen gesehen, sich in der Farbe der Mitochondrien intensiv tingierten, wurde es ihm (1907, 2) klar, dass die Fäden, welche er kürzlich als Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen beschrieben hatte, Filarmasse im Sinne Flemmings waren. „Die Feststellung“, schreibt er in seiner ausführlichen Arbeit (1908, S. 842), „dass die Flemmingschen Fila mit Chondriokonten identisch sind, ist geeignet, eine höchst erwünschte Klärung in unseren Anschauungen über die Struktur der Zellsubstanz herbeizuführen. Diejenige Substanz, welche die Fäden oder Chondriokonten bildet, kann, wie wir nunmehr wissen, auch in Form von Körnern vorkommen. Diese Körner, die Mitochondrien, verlieren damit die Sonderstellung, die ihnen zuerkannt werden musste, sie sind nur eine andere Erscheinungsform der Flemmingschen Fila.“

Neben diesem von den Mitochondrien, bzw. Chondriokonten, gebildeten Fadenwerk des Zytoplasmas, das sich, wie Flemmings Untersuchungen gelehrt haben, schon in lebenden Zellen nachweisen lässt, gibt es nun nach Meves noch eine andere Art von Fadenstrukturen, „die zwar vital vielfach unsichtbar, aber doch sicher keine Artefakte sind: das sind die Strahlungen, welche allgemein in sich teilenden Zellen, mitunter auch schon während des Ruhezustandes, von den Zytozentren ausgehen“ (S. 844). Für diese letzteren Strahlungen, sowie für die in vielen fixierten Präparaten sichtbaren, bezüglich ihrer vitalen Existenz aber noch zweifelhaften, ihnen eventuell gleichwertigen feinen Faden- oder Netzwerke schlägt Meves vor, die alte Bezeichnung Flemmings: Filarmasse oder Mitom zu behalten, die Gesamtheit der aus den Mitochondrien stammenden Fadenstrukturen dagegen unter dem Namen Chondriom zusammenzufassen. Zwischen diesen beiden verschiedenen Fadenstrukturen denkt sich übrigens Meves, dass Wechselbeziehungen vorhanden sein können in der Weise, dass

das Chondriom sich in Filarmasse und eventuell umgekehrt umwandeln könne¹⁾.

Nach der Meinung Meves' lässt sich nun auch „behaupten, dass ein grosser Teil der von Altmann beschriebenen Granula (wahrscheinlich fast alle, soweit sie nicht Reagentienprodukte sind) mit Mitochondrien identisch sind. „Meine Befunde“, schreibt er weiter (S. 843), „sind demnach geeignet, die Granulalehre Altmanns und die Fadenbaulehre Flemmings miteinander zu versöhnen, insofern sie zeigen, dass es sich bei dem Fadenbau der Zellsubstanz nicht um ein allgemeines Prinzip handelt“. In einer späteren Arbeit (1910, 2) bringt Meves nach Untersuchungen an farblosen Blutzellen für die „Einigung zwischen Faden- und Granulalehre“ weitere Belege.

Die Identität der Mitochondrien mit den Altmannschen Granula und Fila wurde fast gleichzeitig auch von Regaud und seinem Mitarbeiter Mawas mit aller wünschenswerten Klarheit hervorgehoben. In der Einleitung ihrer oben erwähnten Arbeit (1909, S. 1) schreiben diese Forscher: „Il y a cependant un auteur dont il est nécessaire de mettre le nom en évidence au début de cet article: c'est Altmann (Die Elementarorganismen, 2^{me} édit., 1894). Les filaments et les granules qu'il a décrits et figurés dans les glandes salivaires correspondent très exactement aux chondriosomes. La comparaison des stades successifs de la sécrétion dans la parotide du chat pilocarpinisé lui a montré la nombreux faits qu'il a su observer dans beaucoup de tissus et d'organes doivent le faire considérer non point seulement comme un précurseur, mais comme l'auteur véritable de la découverte des chondriosomes²⁾: car des noms nouveaux, quelque méritoires qu'ils soient, ne remplacent point des faits.“

Mit dieser Erkenntnis der völligen Identität der Bendaschen Mitochondrien mit den Körnern und Fäden Altmanns ist die Geschichte des „neuentdeckten Zellorgans“ eigentlich als beendet anzusehen. Den Untersuchungen Altmanns aber war endlich der ihnen zukommende ehrenvolle Platz in der Zytologie gesichert. Ihr

¹⁾ Über die Weise, wie diese Umwandlung vor sich gehen solle, hat sich Meves meines Wissens nie näher geäussert. Er hat wahrscheinlich diese Auffassung, welche mit der Lehre von der „Kontinuität des Chondrioms“ (vgl. unten) in direktem Widerspruch steht, jetzt aufgegeben.

²⁾ Von mir gesperrt.

tatsächliches Hauptergebnis, dass in allen Zellen färbbare Plasmaelemente, Granula oder aus diesen hervorgegangene Fäden, vorkommen, die sowohl bei der Differenzierung wie bei der verschiedenartigen Funktion der Zellen eine maßgebende Rolle spielen, war durch die zahlreichen Untersuchungen, zu denen Bendas Neuentdeckung der v. Brunnschen Körner Anlass gegeben hatte, in schönster Weise bestätigt worden.

Die Feststellung, dass die von Benda mittels seiner neuen Methode zur Darstellung gebrachten Körnchen keine neuen Zellbestandteile, sondern mit den von Flemming in lebenden Zellen gesehenen Mitomfäden, sowie mit den fuchsinophilen Granula und Fäden von Altmann identisch sind, muss als eine für die Klärung der Frage nach den Plasmastrukturen sehr wertvolle Bereicherung unserer Kenntnisse betrachtet werden.

Ein weiterer Schritt in derselben Richtung bedeutet der Nachweis, dass auch die Basalfäden von Solger und das Ergastoplasma von Garnier nichts anderes sind als Altmannsche Fäden, die wegen mangelhafter Fixierung ihre Form verändert haben (Bouin, 1905; Prenant, 1910; Hoven, 1910, 1912; Champy, 1911). —

Die Beteiligung der Plasmagranula beim Aufbau der verschiedenartigen paraplastischen Differenzierungen der Zellen muss natürlich zu einer Abnahme der Anzahl der Körner führen. Dieser Schwund der Granula oder der von ihnen gebildeten Fäden während der Zelltätigkeit ist besonders an Drüsenzellen leicht zu beobachten und von zahlreichen Forschern geschildert worden (vgl. z. B. Regaud u. Mawas, 1909, S. 6: „Quand l'accumulation du matériel zymogène est au maximum, il n'y a plus, ou presque plus de filaments mitochondriaux“). Nach der Sekretentleerung treten aber in den Drüsenzellen bald Fäden in der ursprünglichen Anzahl auf. Es findet demnach in den Gewebszellen zweifellos eine mit der Zelltätigkeit parallel verlaufende Neubildung der Plasmakörnchen bzw. -stäbchen statt.

Auch die Beobachtung, dass die Altmannschen Körner und Fäden in den Mitosen einigermaßen gleichmässig auf die beiden Tochterzellen verteilt werden, ohne dass die Anzahl dieser Plasmaelemente der einzelnen Zellen z. B. eines rasch wachsenden

Gewebes merkbar abnimmt, beweist deutlich, dass die betreffenden Gebilde, ähnlich wie die übrigen Bestandteile der Zellen, zwischen den Teilungen einen Zuwachs erfahren müssen.

Auf welche Weise geht nun diese Neubildung der Plasmagranula vor sich?

Die geringe Grösse der Elemente, von denen hier die Rede ist, erschwert selbstverständlich in hohem Maße eine sichere Beantwortung dieser wichtigen Frage. Wir sehen denn auch, dass die Ansichten der verschiedenen Forscher in diesem Punkte sehr voneinander abweichen.

Wie leicht einzusehen ist, liegen hier a priori zwei Möglichkeiten vor: die Plasmakörnchen können sich als persistente Zellenorgane verhalten, die, ähnlich wie der Kern und die Zentriolen, die Fähigkeit des Wachstums und der Selbstteilung besitzen und von einer Zellgeneration zu der anderen übermittelt werden. In diesem Falle hat der Satz Altmanns: „*omne granulum e granulo*“ Geltung. Oder, die Plasmagranula können vergängliche Gebilde sein, die in der Zelle als Differenzierungen anderer Zellbestandteile, des Kerns oder des Zytoplasmas, fortwährend neugebildet werden.

In der Tat wird nun auch für die Plasmagranula die eine wie die andere dieser Entstehungsweisen behauptet.

Altmann selbst, der in den Granula die elementaren Lebenseinheiten sah, musste ihnen natürlich auch, wie schon oben (S. 80) erwähnt, die Fähigkeit der Selbstteilung beimessen. Er nahm weiter an, dass die sichtbaren Granula aus kleinsten unsichtbaren, den Bioblasten jedoch immer noch angehörigen Granula hervorgingen, die er sich in der netzförmigen Intergranularsubstanz in grosser Zahl eingelagert dachte. Er kam auf diese Weise schliesslich dazu, die Intergranularsubstanz, die er anfänglich als tot betrachtet hatte, als den wichtigsten Teil des Protoplasmas, die Matrix des übrigen, aufzufassen (1894).

Diese Ansichten Altmanns waren mehr auf theoretische Spekulationen als auf Beobachtungen gebaut.

Erst durch die Feststellung Bendas, dass die Plasmakörnchen die Mitosen überdauern, um von einer Zelle zu ihren Tochterzellen übertragen zu werden, wurde der Diskussion über den Ursprung der Plasmagranula eine empirische Grundlage gegeben, und zwar schien dieses erste sichere Ergebnis der Forschung zugunsten

der Auffassung zu sprechen, dass die Granula permanente Zellbestandteile darstellen. Diese Auffassung erfuhr in den folgenden Jahren eine weitere Stütze durch die Ergebnisse, zu denen mehrere Forscher gelangten, dass die in sekretleeren Drüsenzellen neu entstehenden Plasmafäden genetisch an die schon vorhandenen gebunden seien.

Wenn aber die Plasmagranula und ihre Abkömmlinge, die Plasmafäden, nur aus schon vorhandenen Körnern und Fäden hervorgehen können, so ergibt sich hieraus als eine völlig logische Konsequenz, dass sämtliche Granula und Fila der verschiedenen Zellen eines Individuums auf die Granula und Fila der befruchteten Eizelle, aus welchen es hervorgegangen ist, zurückgeführt werden müssen. Da nun die Plasmagranula, wie sicher festgestellt, einen konstanten Bestandteil nicht nur der weiblichen, sondern auch der männlichen Geschlechtszellen bilden und in einem Teil der Spermien gelegen sind, der jedenfalls in der Regel mit ins Ei dringt, so liegt die weitere Annahme nahe, dass die Plasmagranula der befruchteten Eizelle aus den Granula beider kopulierenden Geschlechtszellen abstammen, dass, wie es Duesberg (1912, S. 766) ausdrückt, „eine wirkliche plastochondriale Keimbahn“ bestehe.

Wie wir oben (S. 83) sahen, war schon Benda der bestimmten Meinung, dass die Plasmagranula der männlichen Geschlechtszelle innerhalb der weiblichen wiedererscheinen und an der Befruchtung teilnehmen sollen. Er war sich der theoretischen Tragweite dieser Hypothese wohl bewusst. „Diese Feststellung“, schreibt er (1903, S. 781), „die mir als das dringendste Postulat erscheint, würde den Schlußstein in der Kennzeichnung der Mitochondrien als Zellorgan abgeben und einem dem Zelleib angehörenden Bestandteil die Rolle eines der Faktoren der Vererbung vindizieren“.

Diese Hypothese Bendas fand bald in Meves (1907, 1; 1908) einen eifrigen Anhänger. Auch seiner Meinung nach kann es kaum zweifelhaft sein, dass die Plasmagranula an der Befruchtung teilnehmen, „d. h. dass die Chondriosomen der embryonalen Zellen teils von der männlichen, teils von der weiblichen Geschlechtszelle abstammen“, und dass sie „eine zytoplasmatische Vererbungssubstanz repräsentieren“ (1908, S. 831). Von einer solchen Substanz muss nach Meves angenommen werden, „dass sie nicht

spontan in der Zelle entstehen, sondern nur wachsen und sich teilen kann“ (1910, 1, S. 654).

Wir wollen diese Hypothesen von der Kontinuität der Plasmagranula im folgenden nach ihren Begründern als die Benda-Mevessche Theorie bezeichnen.

Während Meves, wie er selbst mitteilt (1911, S. 686), noch nach einem geeigneten Material suchte, an welchem er die postulierte Mitwirkung der Plasmagranula bei der Befruchtung auch tatsächlich nachweisen könnte, stiess er auf eine Abhandlung der Gebrüder Zoja aus dem Jahre 1891, in welcher sie die Altmannschen Bioblasten in den verschiedensten Zellen nachweisen, darunter auch in Spermien und Eizellen von *Ascaris megalocephala*. Sie konstatieren weiter, dass bei der Befruchtung dieses Tieres die Plasmagranula des Spermiums sich mit denjenigen des Eies vermengen.¹⁾

Diese Angabe veranlasste nun Meves, die Befruchtung von *Ascaris* mit den Granulamethoden selbst zu studieren. Es gelang ihm auch (1910, 2; 1911, 1) die Ergebnisse der Gebrüder Zoja, dass bei der Befruchtung dieses Tieres fuchsinophile Granula aus dem Spermiumkörper in die Eizelle übertreten, zu bestätigen. Innerhalb des Eiplasmas mischen sich die männlichen und weiblichen Granula miteinander und können bald nicht mehr voneinander unterschieden werden. Wenn diese Mischung der männlichen und weiblichen Granula beendet ist, konstatiert man, dass die einzelnen Granula im Vergleich mit denjenigen früherer Stadien nicht unerheblich grösser geworden sind, vielleicht auch, dass gleichzeitig eine Abnahme ihrer Zahl stattgefunden hat. Diese letzteren Phänomene glaubt Meves mit einer Konjugation oder Kopulation der männlichen und weiblichen Granula in Verbindung bringen zu können. „Aus theoretischen Gründen“, schreibt er, „muss angenommen werden, dass, nachdem die männlichen und weiblichen Plastochondrien sich gemischt haben, früher oder später je ein männliches und weibliches Korn miteinander verschmelzen“ (1911, 1, S. 698).

Durch die Befunde bei *Ascaris* schien Meves die von Benda postulierte Mitwirkung der „Mitochondrien“ bei der Befruchtung endgültig erwiesen und die Rolle dieser Zell-

¹⁾ Nach Meves (l. c.) angeführt.

bestandteile als die Vererbungssubstanz des Protoplasmas gesichert zu sein.¹⁾

In einer Reihe weiterer Arbeiten (1911, 2; 1912; 1913; 1914, 1; 1915) ist Meves bestrebt, neue Belege für die Richtigkeit dieser Auffassung von der Bedeutung der Plasmagranula darzubringen.

Wenn wir nun, ohne auf die Einwände und Bedenken theoretischer Art, die sich gegen die Spekulationen von Meves erheben lassen und auch von mehreren Seiten erhoben worden sind (vgl. Meves 1913) einzugehen, uns an das Beweismaterial halten, auf das sich Meves und seine Anhänger stützen, so wird mir, glaube ich, jeder vorurteilsfreie Forscher darin beistimmen müssen, dass hier zwischen der Beweiskraft der beobachteten Tatsachen und der Tragweite der auf dieselben gebauten Theorien ein unleugbares Missverhältnis besteht.

Es muss zunächst hervorgehoben werden, dass sowohl Meves wie sein Schüler und treuer Anhänger Duesberg ausdrücklich betonen, dass sie von jedem direkten Beweis von der Persistenz der männlichen Plasmagranula innerhalb der Eizelle absehen müssen. So schreibt Duesberg in seinem Referat in den Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte (1912, S. 844): „Andererseits ist zu bemerken, dass man nicht recht einsieht, wie die Rolle der männlichen Plastosomen bei der Bildung der Plastosomen der Embryonalzellen, noch ihre eventuelle Kopulation mit den weiblichen Plastosomen bewiesen werden könnte. In der Tat, entweder haben die männlichen Plastosomen nach ihrem Eintritt in das Ei das gleiche Kaliber wie die weiblichen Plastosomen, und alsdann würden sie sich alsbald mit diesen ver-

¹⁾ Held (1912), der über das Verhalten der Plasmagranula bei der Befruchtung des Ascariseies eine Nachuntersuchung ausgeführt hat, weicht zwar in seiner Schilderung des Schicksals der männlichen Plasmagranula unmittelbar nach ihrem Eindringen in das Eiprotoplasma betreffs gewisser Einzelheiten von Meves etwas ab, stimmt ihm jedoch darin vollkommen bei, dass die Plasmagranula („Plastosomen“ Helds) der Geschlechtszellen persistierende Elemente darstellen. „Der Theorie von der Kontinuität der Chromosomen stellt sich jetzt die von der Kontinuität der Plastosomen an die Seite.“ „Jede auf dem Wege der Befruchtung entstandene Zelle ist ein vollkommener Hermaphrodit. Denn sie beherbergt in ihrem Kern männliche und weibliche Chromosomen und in ihrem Protoplasma ein Gemisch von Plastosomen der gleichen doppelten Natur“ (S. 248).

wechseln lassen, oder aber, und das ist ein günstigerer, bei *Ascaris* analysierter Fall, sie werden sich durch ihr Volumen von ihnen unterscheiden; aber alsdann ist es wahrscheinlich, dass sich als ein der Kopulation vorhergehender Vorgang eine Fragmentation dieser männlichen Plastosomen einstellen wird und man sie zuletzt doch, allerdings etwas verzögert, mit den weiblichen Plastosomen verwechseln wird.“ Auch nach Meves (1913, S. 235) kann man bezweifeln, ob die Persistenz der männlichen Plastochondrien „überhaupt durch direkte Beobachtung demonstrierbar ist“. Die Indizienbeweise sind aber für Meves und seine Anhänger deutlich genug, um diese Persistenz sicherzustellen.

In erster Linie wird hier auf die oben erwähnte Beobachtung von Meves hingewiesen, dass bei der Befruchtung des *Ascariseies* eine „Aussaat männlicher Mitochondrien im Ei“ stattfindet. Es muss aber jedem, der sich diesem Befunde objektiv gegenüberstellt, einleuchtend sein, dass sich aus ihm allein absolut nichts mehr vom weiteren Schicksal der färbbaren Plasmagranula als von demjenigen der übrigen protoplasmatischen Spermienteile aussagen lässt, indem die einen wie die anderen sich bald unserer weiteren Verfolgung vollkommen entziehen¹⁾.

Schon vor mehreren Jahren hat Retzius (1909, S. 229) bei seiner Erwähnung der Benda-Mevesschen Vererbungshypothese auch auf die Möglichkeit hingewiesen, dass die aus der männlichen Geschlechtszelle abstammenden Körnchen bei dem Befruchtungsakte nicht wirksam sein oder gar untergehen könnten, und er hat in Anbetracht der biologisch ausserordentlich wichtigen Frage, welche hier vorliegt, vor übereilten Schlussfolgerungen gewarnt. Meves (1910, 2. S. 614) findet zwar die von Retzius genannte Möglichkeit „sehr unwahrscheinlich“, und Duesberg (1912, S. 844) findet es sogar geziemend, die Annahme, „dass die männlichen Plastosomen im Ei degenerieren“, als „absurd“ zu bezeichnen; wie wertvoll aber diese Gefühlsäusserungen der beiden geschätzten Forscher manchem auch erscheinen mögen, so können wir dennoch nicht einsehen, dass sie an dem Gewicht der von

¹⁾ Ich sehe von den Angaben welche Meves (1911, 1; S. 698) zugunsten seiner Theorie von der „Konjugation der männlichen und weiblichen Plastochondrien“ angeführt hat, hier ab, weil mir dieselben durch die von ihm gebrachten Bilder auch nicht im geringsten Grade gestützt zu werden scheinen.

Retzius geäußerten Bedenken gegen eine einseitige Verwertung des Nachweises von dem Übertragen der farbigen Plasmagranula des Spermiums ins Ei bei der Befruchtung im geringsten Grade gerüttelt haben.

In wie hohem Maße diese Bedenken gerechtfertigt waren, und die Aufforderung von Retzius (l. c.), bei der weiteren Untersuchung über die Rolle der Plasmagranula bei der Befruchtung „auf dem Wege zur Wahrheit nur ganz vorsichtig vorzuschreiten“, angezeigt war, das haben die Ergebnisse späterer Untersuchungen auf diesem Gebiete zur Genüge erwiesen.

Wir erinnern hier zuerst an die von Van der Stricht (1909), Lams (1910) und Levi (1914, 1915) an verschiedenen Säugetiereiern gemachten Beobachtungen, nach denen der in das Ei eingedrungene Spermien Schwanz, wenn das Ei sich segmentiert, mit seinen Plasmagranula ungeteilt in der einen Blastomere wieder gefunden wird.

Um diese für die Benda-Mevessche Theorie höchst unbequemen Beobachtungen mit der Theorie in Übereinstimmung zu bringen, ist man genötigt gewesen, seine Zuflucht zu der kühnen Hilfhypothese zu nehmen, dass nur diejenige Blastomere, welche den Spermien Schwanz erhält, den eigentlichen Embryo bildet, während die andere nur zur Bildung des Trophoblasts verwendet wird.

Der Benda-Mevesschen Theorie nicht günstiger gestalten sich nach den Untersuchungen von Meves selbst (1911, 2; 1912, 1; 1912, 2) die Verhältnisse bei den Echinodermen.

Retzius (1910) hatte im befruchteten Ei von *Parechinus miliaris* und *microtuberculatus* hinter dem Spermienkopf vier bis fünf Körner nachweisen können, die sich sowohl von den Dotterelementen wie den anderen Körnungen des Eiplasmas deutlich unterscheiden, mit dem „Nebenkernorgan“ des reifen Spermiums aber genau übereinstimmten und zweifellos auch mit diesem identisch waren. Meves fand diesen Körper im befruchteten Ei von *Parechinus miliaris* wieder und fasste ihn als das „plastosomatische“ Mittelstück des Samenfadens auf. Während der Wanderung des männlichen Vorkerns gegen die Eimitte ändert nach Meves der Körper nicht seine Form. Meves glaubt aber in seiner vorläufigen Mitteilung (1911, 2; S. 101) „mit Bestimmtheit“ prophezeien zu dürfen, dass er sich bald in Körner zerteilen wird, „die sich mit den weiblichen Plastochondrien vermengen (eventuell kopulieren)“.

Die weiteren Untersuchungen von Meves (1912, 1 u. 2) zeigten nun aber, dass es hier in der Welt leider nicht immer so geht, wie man es hätte wünschen können: das ganze männliche „Plastosom“ ging unverändert in die eine der zwei ersten Blastomeren über, ganz wie bei der Furchung des Säugetiereies (vgl. o.). Aber auch im weiteren Verlauf der Furchung blieb der Körper erhalten. Bis zum 32-Zellenstadium gelang es Meves sein Schicksal zu verfolgen, und noch fand er ihn völlig unverändert in einer der Furchungszellen gelegen.

Dieser Befund verlangte selbstverständlich eine neue Hypothese, um mit der Theorie in Einklang gebracht werden zu können. Die Hypothese wird auch gleich von Meves geliefert.

Wir wollen dem Leser den Inhalt dieser Hypothese, sowie die allgemeinen Betrachtungen, welche Meves an dieselbe knüpft, nicht vorenthalten, weil beide uns in gleichem Grade lehrreich erscheinen, und entnehmen der letzten Arbeit von Meves (1915) folgendes: „Die Vermutung, welche ich im Anschluss an diese Beobachtungen ausgesprochen habe, basiert auf der Tatsache, dass der junge Seeigel aus dem sogenannten Pluteus nicht direkt oder durch weitere Umwandlung, sondern als ein Neugebilde aus einer Ektodermeinstülpung, der sogenannten Seeigelanlage oder Seeigelscheibe, entsteht, wobei zahlreiche Teile des Larvenkörpers, welche zu dem neuen Bau nicht benutzt werden, zugrunde gehen. Und zwar glaube ich annehmen zu dürfen, dass die Substanz des Mittelstücks in die Zellen der „Seeigelanlage“ übergeht, aus welchen sich, soviel ich aus der Literatur zu entnehmen vermag, sämtliche oder fast sämtliche Teile des jungen Seeigels mit Ausnahme des Darms (oder eines Teils desselben) und der Vasoperitonealblasen bilden. Die Zellen der zuletzt genannten Organe würden demnach allerdings keine männlichen Plastosomen erhalten; die Möglichkeit aber, dass fast der ganze übrige Leib des jungen Seeigels durch das Mittelstück des Samenfadens väterliche Eigenschaften ererbt, bleibt bestehen. Die spätere Metamorphose des Seeigels ist übrigens ganz ausserordentlich kompliziert und trotz verschiedener auf diesen Punkt gerichteter ausgezeichnete Untersuchungen noch keineswegs genügend aufgeklärt.

Die Tatsache¹⁾, welche sich demnach aus den Befunden am Säugetier- und Seeigelei zu ergeben scheint, dass die männliche

¹⁾ Von mir gesperrt.

plastosomatische Substanz nicht an vergängliche embryonale Bildungen verschwendet, sondern für das definitive Tier aufgespart wird, würde nur geeignet sein, unsere Wertschätzung der Plastosomen in ihrer Eigenschaft als Vererbungsträger zu steigern.“¹⁾ (S. 39—40.)

Während man sonst in dem Umstand, dass eine Theorie allein vermittels einer zu der Erweiterung unserer Erfahrungen proportional steigenden Anzahl von Hilfhypothesen erhalten werden kann, eine Schwäche der Theorie zu sehen gewöhnt ist, so sieht man, dass dem in betreff der Benda-Mevesschen Theorie nicht so ist. Diese scheint im Gegenteil ihren Anhängern mit der Zahl und Kühnheit der zu ihrer Aufrechterhaltung notwendig gemachten Hilfhypothesen nur an Wahrscheinlichkeit zu gewinnen.

Die neuesten Beobachtungen von Meves (1915) über die Mitwirkung der Plasmagranula bei der Befruchtung wurden an dem Ei eines Fadenwurms (*Filaria papillosa*) angestellt. Auch sie verdienen eine genauere Besprechung.

Nach dem Eindringen des Spermiums in das Ei findet Meves hier den „Nebenkern“ im Zentrum des Spermienplasmas als eine ungefähr kugelige Anhäufung (nach Fixierung mit Flemmings Gemisch und Färbung mit Eisenhämatoxylin) intensiv schwarz tingierter Körnchen. Allmählich lösen sich die einzelnen dieser Körner von der zentralen Ansammlung ab und treten in das Eizytoplasma über, innerhalb dessen sie zunächst durch ihre Grösse deutlich erkennbar bleiben. In späterer Zeit nimmt man an den ausgewanderten Körnern vielfach Zerfallerscheinungen wahr; statt eines grösseren Kornes findet man zwei oder drei oder vier kleinere, welche auf einem Haufen zusammenliegen. Zur Zeit der Ausstossung des ersten Polkörperchens ist das Zytoplasma der Eizelle ausschliesslich von kleinen Körnern durchsetzt, welche sämtlich das Kaliber der ursprünglichen Granula des Eiplasmas besitzen.

„Muss man nun annehmen“, fragt Meves, „dass die männlichen Plastochondrien nach ihrer Zerlegung im Eizytoplasma resorbiert worden sind?“ Seine Antwort lautet, wie folgt: „Ein Blick auf die Plastosomen der Eizelle, besonders der heranwachsenden, genügt, um zu erkennen, dass diese Strukturen offenbar eine hervorragende Wichtigkeit besitzen; schon deshalb ist

¹⁾ Von mir gesperrt.

es wenig wahrscheinlich, dass die entsprechenden Strukturen des Spermiums dem Untergang bestimmt sein sollten¹⁾. Wir wissen ferner, dass die Plastosomen mit den Fäden Flemmings von 1882 und den Granulis von Altmann (1890) identisch sind, dass sie also ganz ursprüngliche Zytoplasmabestandteile darstellen. Wenn solche durch das Spermium in das Ei hineintransportiert werden, so erscheint mir ausgeschlossen, dass sie dort spurlos verschwinden sollten.¹⁾ Zugunsten der letzteren Annahme lässt sich kaum etwas anderes geltend machen, als dass eine Persistenz der männlichen Plastochondrien im Ei mit der Monopolstellung unvereinbar ist, welche dem Chromatin der Samenzelle von vielen Seiten bei der Übertragung erblicher Eigenschaften eingeräumt wird“ (S. 29–30).

Das Zytoplasma der ersten Furchungszellen enthält nun nach Meves, ähnlich wie jenes der Eizelle, gleichmässig verteilte kleine Granula und neben diesen homogen aussehende Ballen, welche sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färben lassen. In weiter vorgeschrittenen Furchungsstadien bietet aber das Zytoplasma der Furchungszellen ein ganz anderes Bild dar: die kleinen Granula und die homogenen Ballen sind völlig verschwunden, in einer homogen aussehenden Grundsubstanz liegen aber einzelne dicke Plasmastäbchen eingebettet.

„Die Herausbildung dieser dicken Plastokonten“, sagt Meves (S. 34), „habe ich nicht verfolgt; wie sie aber auch vor sich gegangen sein möge, die Annahme erscheint mir unabweisbar, dass nicht nur die Eioplastochondrien, sondern auch die in der Eizelle ausgesäten und zerlegten männlichen Plastochondrien an der Entstehung der Plastokonten Anteil genommen haben. Männliche und weibliche Plastochondrien müssen sich also zu einem Mischprodukt vereinigt haben. Dadurch erfüllen sie eine Forderung, welche Naegeli (1884) an die elterlichen Idioplasmakörper stellt: dass sie sich vereinigen, um ein neues Idioplasma, dasjenige des Kindes, zu bilden.“

Wie aus dem hier Angeführten mit aller wünschbaren Klarheit hervorgeht, ist es Meves durch diese seine neuesten Untersuchungen nicht gelungen, ebensowenig wie durch seine früheren, irgendwelche tatsächlichen Belege für seine Theorie zu bringen. Seine in jeder neuen Arbeit wiederkehrenden Beteuerungen, dass die

¹⁾ Von mir gesperrt.

männlichen Plastochondrien „unmöglich untergehen können“, mit den weiblichen aber „kopulieren müssen“, um allen späteren Plastochondrien des neuen Individuums den Ursprung zu geben, können dem Ungläubigen doch nicht solche Belege ersetzen. Bis diese aber vorliegen, müssen wir die Benda-Mevessche Theorie von der Beteiligung der Plasmagranula bei der Befruchtung als eine völlig unbewiesene Hypothese betrachten. Ja, wir dürfen sogar, nach den bei Säugetieren und Echinodermen gemachten Beobachtungen, die Hypothese als sehr unwahrscheinlich bezeichnen¹⁾.

Nach der Theorie von der „plastochondrialen Keimbahn“ sollten nun weiter sämtliche Plasmagranula und Plasmafäden der Embryonalzellen von denjenigen der Eizelle abstammen. Auch für dieses Postulat liegen aber bis jetzt keine Beweise vor.

Zwar ist von mehreren Seiten nachgewiesen worden, daß Plasmagranula während der Furchungsteilungen, ähnlich wie während anderer Zellteilungen, von einer Zelle auf ihre Tochterzellen übertragen werden. Auch wissen wir, daß die Plasmagranula sich während der weiteren Embryonalentwicklung zu Kettchen und Fäden umbilden und die Fäden vielleicht wieder in Körnchen zerfallen können, in keinem Falle ist aber das Schicksal dieser Plasmaelemente während der Embryonalentwicklung bis jetzt in so eingehender Weise verfolgt worden, dass wir berechtigt sind, über ihre Vermehrungsweise irgendwelche begründete Meinung zu haben.

Charakteristisch für die Oberflächlichkeit, womit diese wichtige Frage noch behandelt wird, sind die Angaben, welche sich hierüber in der neuesten Mitteilung von Meves (1915) finden. Wie oben angeführt, fand Meves in jungen Furchungsstadien des Eies von *Filaria papillosa* zahlreiche ganz feine Plasmakörnchen, in späteren Stadien dagegen dicke Stäbchen in sparsamer Anzahl. Meves kümmert sich aber nicht im geringsten darum, wie sich diese ganz anders gestalteten Plasmaelemente herausgebildet haben. Es

¹⁾ Wenn die Angaben von Lillie (1912) und Just (1915), dass bei der Befruchtung des Nereiseies das Mittelstück des Spermiums in das Ei überhaupt nicht eindringe, zutreffend sind, woran zu zweifeln ich keinen Grund sehe, so würde damit die Unrichtigkeit der Hypothese direkt bewiesen sein.

genügt ihm die Überzeugung, dass sie, wie ihre Bildung auch vor sich gegangen sein möge, aus den vereinigten männlichen und weiblichen „Plastochondrien“ des Eies sicher entstanden sein müssten.

Sind nun aber unsere Kenntnisse der Vermehrung der färbbaren Plasmaelemente während der Embryonalentwicklung noch äusserst dürftig, so sind, wie in einem späteren Kapitel dieser Arbeit genauer nachgewiesen werden soll, diejenigen Beobachtungen, welche über die Vermehrung dieser Elemente während der Teilung und verschiedenartigen Tätigkeit der Gewebszellen vorliegen, in keiner Hinsicht erschöpfender.

Wenn Duesberg in seinem oben mehrmals erwähnten Referat die Ergebnisse der neueren Granulaforschung, insoweit sie die oben behandelten Fragen betreffen, folgendermassen zusammenfasst: „ihre Kontinuität konnte vom befruchteten Ei bis zu den vorgeschrittensten Stadien, die untersucht worden sind, selbst bis zum Erwachsenen erwiesen werden“ (S. 759), so lässt sich hierzu allein die Bemerkung machen, dass diese Darstellung mit der wahren Sachlage nicht übereinstimmt. —

Neben der oben ausführlich besprochenen Ansicht, dass die Altmannschen Plasmagranula permanente Zellorgane seien, die sich allein durch Selbstteilung vermehren, hat sich, wie schon früher erwähnt, auch die Meinung gebildet, dass sie vergängliche Bestandteile des Zelleibes sind, die aus dem übrigen Zytoplasma oder aus dem Kern ihren Ursprung nehmen.

Während nur wenige Forscher, unter denen jedoch Vejdovský (1907) und Margaret und Warren Lewis (1915) genannt werden müssen, eine Neubildung der „Mitochondrien“ aus dem übrigen Zytoplasma annehmen, die beiden letzteren Forscher jedoch mit aller Reservation, ist die Zahl derjenigen Zytologen, welche diese Plasmaelemente aus dem Kern herleiten, eine recht erhebliche.

Bei der Erwähnung der hier in Betracht kommenden Beobachtungen stehen wir gleich einer neuen Theorie gegenüber, der sogenannten Chromidialtheorie von Goldschmidt.

Diese Theorie geht von den Beobachtungen des genannten Forschers an verschiedenen Zellen des *Ascaris*-Körpers aus (1904). Die lebhaft funktionierenden Gewebszellen der Ascariden, wie z. B.

die verschiedenartigen Muskelzellen (Epithelmuskelzellen, Körpermuskelzellen, Muskelzellen der inneren Organe), die resorbierenden Epithelien und Drüsenzellen, sind nach Goldschmidt durch eine ausgeprägte Struktureigentümlichkeit, die er als den Chromidialapparat bezeichnet, charakterisiert. Dieser Apparat „besteht in einem System von Fäden (Chromidialfäden, Chromidialsträngen), die typische Reaktion, Struktur und Anordnung innerhalb des Zytoplasmas zeigen. Sie färben sich stets intensiv chromatisch, in gleichem Farbenton wie das Chromatin des Kerns. Die einzelnen Fäden verlaufen meist stark gewunden durch das Zytoplasma, sind von wechselndem Umfang und meist fein vakuolisiert. Am dichtesten sammeln sich die Fäden immer um den Kern, den sie völlig umspinnen können. Auch direkte Beziehungen zum Kern sind nachzuweisen, Auflagerung der Fäden auf die Kernmembran, wahrscheinlich auch Eindringen in den Kern. Sodann treten aus den Kernen bisweilen chromatische Körper aus, die mit der Neubildung der Chromidien zusammenhängen“ (S. 48).

Der Chromidialapparat zeigt sich, nach den weiteren Ergebnissen Goldschmidts, in ein und derselben Zelle ziemlich verschieden. Bald ist er mächtig entwickelt, bald schwach oder fehlt sogar vollständig. Nachweislich hängt dies mit verschiedenen Funktionszuständen der Zelle zusammen. Einmal ergibt sich die Regel, dass stärker beanspruchte, funktionsmannigfaltigere Zellen auch reichere Chromidienbildung aufweisen. Sodann lässt sich der Zusammenhang mit der Funktion auch direkt nachweisen: In den Drüsenzellen treten die Chromidien nur auf, wenn der Kern ruht, fehlen aber gänzlich, wenn er in Wechselbeziehung zum Plasma tritt. In den Muskelzellen lässt sich dieser Zusammenhang zwischen Auftreten der Chromidien und Funktion der Zelle experimentell beweisen. „Bei starker Funktion — Tetanus, Alkoholreizung — vermehren sie sich zunächst mächtig und degenerieren schliesslich, bei übermässiger Beanspruchung ohne die Möglichkeit eines Ersatzes werden sie aufgebraucht“ (S. 49).

Diese Beobachtungen Goldschmidts schliessen sich den bekannten Untersuchungen seines Lehrers, R. Hertwigs, über das Vorkommen extranukleärer Kernbestandteile bei Heliozoen eng an. Bei *Actinosphaerium Eichhorni*, wo Hertwig die Beschaffenheit dieser von ihm als Chromidien benannten Gebilde am genauesten feststellen konnte, sind sie kleine Körperchen und

Fäden, welche sich wie Chromatin färben und nach Perioden starker Ernährung ganz besonders reichlich auftreten. Sie nehmen, wie es Hertwig sicher nachzuweisen gelang, aus dem Kern ihre Entstehung. Bei hohen Graden von Chromidialbildung liess sich erkennen, dass die Chromidien sich in bräunliches Pigment, welches ausgestossen wird, verwandeln (1902, 1907). Hertwig rechnete bei seinen Untersuchungen über *Actinosphaerium* mit der Möglichkeit, dass auch bei den Zellen vielzelliger Tiere Chromidienbildung vorkommen möge und wies darauf hin, dass im Laufe des Eiwachstums ein Austritt von Chromidien aus dem Keimbläschen in das Protoplasma stattfindet. Sowohl die Chromidien von *Actinosphaerium* wie die der Eizellen sind nach der Auffassung Hertwigs an dem Stoffwechsel der Zelle beteiligt, „womit aber nicht gesagt sein soll, dass hiermit ihr gesamtes funktionelles Wesen zum Ausdruck gebracht wird“ (1907, S. 6).

Weil nun die von ihm in den *Ascaris*-Zellen aufgefundenen Zellstrukturen Goldschmidt „prinzipiell Gleiches zu sein“ schienen, wie die Hertwigschen Chromidien, hat er für sie auch die Bezeichnung Hertwigs adoptiert.

Es liegt nun nach der Meinung Goldschmidts auf der Hand, dass eine Zellstruktur von solcher Bedeutung wie der Chromidialapparat der Zellen des *Ascaris*-Körpers nicht auf ein Objekt beschränkt sein kann. „Tritt die Struktur vielleicht nur in den seltensten Fällen so deutlich hervor wie bei *Ascaris*, so müssen wir doch auch bei anderen Objekten Vergleichbares finden“ (S. 49). Und das ist nun nach der Überzeugung Goldschmidts in der Tat auch der Fall. Die von früheren Verfassern unter dem Namen Nebenkern, Ergastoplasma, Dotterkern, Pseudochromosomen, Mitochondrien, Trophospongien, apparato reticolare usw. beschriebenen Bildungen sollen sämtlich als Homologa des Chromidialapparats von *Ascaris* aufzufassen sein. Alle diese Strukturen stimmen durch ihre Beziehungen zur Zellfunktion sowohl untereinander wie mit dem Chromidialapparat überein. Von allen diesen Strukturen lässt sich der Beweis erbringen, dass sie sich mit der Funktion der Zelle ändern können, dass sie neugebildet werden und wieder verschwinden können. Noch weiteres Gemeinsames liegt in den Beziehungen all dieser Dinge zum Kern und dessen Chromatin. Von vielen dieser Bildungen liegen nach Goldschmidt in der Literatur sichere Angaben vor, dass sie

direkt aus dem Kernchromatin hervorgehen sollen; von anderen, wie den Mitochondrien, ist allerdings nichts derartiges bekannt, Goldschmidt bezweifelt aber nicht, dass dies festgestellt werden wird.

Dass alle diese Strukturen trotz des vielen Gemeinsamen in morphologisch so verschiedener Weise auftreten und auch ein verschiedenes färberisches Verhalten aufweisen, spricht nach der Auffassung Goldschmidts durchaus nicht gegen ihre Identifizierung. Für diese Verschiedenheiten kann nämlich der betreffende Funktionszustand verantwortlich sein.

Dieser seiner Chromidialtheorie, die nur sagt, dass in allen lebhaft funktionierenden Zellen im Zytoplasma neben dem Kern eine besondere chromatische Einrichtung nachzuweisen ist, der sogenannte Chromidialapparat, welcher aus dem Kernchromatin her stammt und die engsten Beziehungen zur Zellfunktion aufweist, hat Goldschmidt eine zweite Theorie angeknüpft, die eine viel grössere theoretische Tragweite hat, die Theorie von dem Dualismus der Kernsubstanzen.

Nach dieser letzteren Theorie soll die für gewisse einzellige Tiere erwiesene Differenzierung des Kernapparats in funktionierende Kerne und Geschlechtskerne auf einer Grundeigenschaft der Zelle beruhen, insofern in allen Zellen, wenn auch nicht überall besondere Kerne, so doch zweierlei spezifische Kernsubstanzen vorhanden sein sollen, eine somatische Substanz und eine generative. Während erstere den somatischen Funktionen, wie Stoffwechsel, Bewegung usw. vorsteht, vom Befruchtungsprozess und der Vererbung aber ausgeschlossen ist, vermittelt letztere den Befruchtungsprozess und im Anschluss an ihn die Übertragung der väterlichen und mütterlichen Eigenschaften von Zelle zu Zelle, ist aber von den übrigen Funktionen des Lebens ausgeschlossen. „Diese beiden Kernsubstanzen sind gewöhnlich in einem Kern, dem Amphinucleus, vereinigt. Die Trennung kann aber in mehr oder minder hohem Maße erfolgen; eine völlige Trennung ist selten, am häufigsten eine Trennung in einen vorwiegend propagatorischen, aber doch gemischten Kern, den Zellkern im gebräuchlichen Sinne, und die Hauptmasse des somatischen Kerns, den Chromidialapparat“ (S. 71).

Wie sich aus dem hier Angeführten klar ergibt, sind die „Mitochondrien“ nach der Auffassung Goldschmidts, als ein

dem Chromidialapparat zugehöriger Zellbestandteil, nicht nur was ihren Ursprung, sondern vor allem was ihre Bedeutung anlangt, ganz andere Dinge als nach der Meinung von Benda und Meves. Während sie, wie wir oben hörten, für die letzteren Forscher die zytoplasmatische Vererbungssubstanz repräsentieren, sind sie nach Goldschmidt der somatischen Kernsubstanz zuzurechnen, die eben von dem Befruchtungsprozess und der Vererbung ausgeschlossen sein soll.

Um die Bedeutung der Ergebnisse Goldschmidts für die uns hier in erster Reihe interessierende Frage nach dem Ursprung der Altmannschen Körnchen und Fäden geziemend würdigen zu können, ist es uns von Wichtigkeit, darüber ins Reine zu kommen, erstens inwieweit wir auf die Befunde Goldschmidts in jeder Hinsicht sicher bauen dürfen, und zweitens, ob die von ihm postulierte Zugehörigkeit der „Mitochondrien“, d. h. der Altmannschen Körner, zu seinem Chromidialapparat durch die vorliegenden Tatsachen bewiesen oder wenigstens wahrscheinlich gemacht wird.

Was den ersteren Punkt betrifft, so ist bekanntlich von Vejdovský (1907) und seinem Schüler Bílek (1909, 1910, 1 und 2) behauptet worden, dass die Chromidialstränge Goldschmidts nichts anderes als Kunstprodukte seien, die infolge einer ungenügenden Konservierung und schädlichen Vorbehandlung der Tiere durch Zerstörung des normalen Stützapparats der betreffenden Zellen hervorgerufen wären. Dieser Auffassung wird aber durch die Ergebnisse mehrerer anderer Forscher (Literatur bei Duesberg), vor allem durch die gründlichen und mit gewissenhafter Kritik ausgeführten Untersuchungen von Kemnitz (1912) entschieden widersprochen. Die Arbeit des letzteren Forschers ist uns auch deswegen besonders wertvoll, weil sie die Frage nach dem Ursprung und der Bedeutung der Chromidialstränge in eingehender Weise behandelt.

Kemnitz findet, wie vor ihm Hirschler (1912), keine Anhaltspunkte für die Annahme Goldschmidts, dass die Chromidialstränge eine nukleäre Entstehung haben, er verwirft deswegen auch den Goldschmidtschen Terminus „Chromidialapparat“ und schlägt statt dessen den nichts vindizierenden Namen „metachromatische Stränge“ vor. Mit Goldschmidt stimmt er darin überein, dass sie eine funktionelle Struktur darstellen:

vielleicht stellen sie in den Darmzellen „den morphologisch verfolgbaren Abschnitt einer Eiweissresorption“ vor und sind in den Muskelzellen „als Glykoproteide oder Vorstufen eines Muskel-extraktivstoffes“ aufzufassen. Sicherheit lässt sich hierüber nicht erzielen. Jedenfalls scheint es sich nach Kemnitz bei *Ascaris* in den fraglichen Strukturen um eine Bildung *sui generis* zu handeln, die weder mit „Mitochondrien“ noch „Ergastoplasma“ etwas zu tun hat (S. 546, 569—70).

Nach diesen Ergebnissen Kemnitz' würden zwar die Chromidialstränge Goldschmidts für die uns hier interessierenden Fragen jede direkte Bedeutung verlieren; denn ihnen zufolge wäre der Versuch Goldschmidts, diese Bildungen mit den „Mitochondrien“ zu homologisieren, als voreilig und seine Angabe über ihren nukleären Ursprung als nicht stichhaltig zu betrachten¹⁾. Dennoch hat sich der leitende Gedanke in der Chromidiallehre: die experimentell schon längst festgestellte enge physiologische Beziehung zwischen Kern und Zytoplasma mit den zahlreichen früheren Angaben über Austreten von Kernbestandteilen ins Plasma und Vorkommen farbbarer Plasmaelemente unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt zu vereinigen, von grossem heuristischen Wert erwiesen und sicher zu zahlreichen weiteren Untersuchungen Anlass gegeben, durch welche unsere Kenntnisse der Plasmastrukturen in wichtigen Punkten bereichert wurden.

Wir wollen auf die zahlreichen hierher gehörigen Einzelbeobachtungen, die sich den oben erwähnten Untersuchungen Hertwigs und Goldschmidts eng anschliessen, und derer auch ein grosser Teil aus dem Zoologischen Institut in München stammt, an dieser Stelle nicht näher eingehen. Auf mehrere dieser Arbeiten werde ich weiter unten, im Zusammenhange mit der Besprechung meiner eigenen Befunde, Gelegenheit haben zurückzukommen. Es genügt, hier darauf hinzuweisen, dass die meisten dieser Arbeiten das Ziel haben, den Beweis dafür zu bringen: 1. dass in allen Zellen — Geschlechtszellen wie Somazellen — ein Austritt von Kernchromatin²⁾ ins Zytoplasma statthat und 2. dass diese ins

¹⁾ Ob hiermit das letzte Wort über den Ursprung der Goldschmidtschen Chromidialstränge der *Ascaris*zellen gesagt ist, wollen wir dahingestellt sein lassen.

²⁾ Es geht aus der oben ausführlich besprochenen Arbeit Goldschmidts nicht ganz klar hervor, inwieweit er seine Chromidialstränge und überhaupt

Plasma ausgetretenen Chromatinteile — die sog. Chromidien — „entweder direkt durch chemische Umwandlung oder indirekt durch Lieferung der bei seinem Zerfall freiwerdenden Energie“ alle lebhaften Stoffwechselvorgänge und formativen Tätigkeiten der Zelle ermöglichen (vgl. Goldschmidt 1910, S. 106).

Wenn die Mitochondrienforscher eben dieselbe Bedeutung ihren Fadenkörnern beigemessen haben, so beruhe das nach der Meinung der Anhänger der Chromidiallehre einfach darauf, dass die sog. Mitochondrien entweder direkt Chromidien darstellen, oder aus Chromidien hervorgegangen seien.

Gegen diesen von den Anhängern der Chromidiallehre behaupteten nukleären Ursprung der „Mitochondrien“ haben, wie wir leicht verstehen können, die Anhänger der Benda-Meyerschen Theorie von der Permanenz dieser Plasmaelemente kräftigen Einspruch gemacht.

Meves selbst, der anfänglich die „mitochondriale“ Natur der Chromidialstränge Goldschmidts anerkannt zu haben scheint (1907, 1; S. 400), spricht sich später (1910, 1; S. 159—160) sehr kategorisch gegen jeden engeren Zusammenhang zwischen „Chromidien“ und „Mitochondrien“ aus. Auch muss er jede genetische Beziehung zwischen „Mitochondrien“ und Bestandteilen des Kerns

die Chromidien der Metazoenzelle aus einem bestimmten Teil des färbbaren Kerninhalts ableiten zu können meint, oder ob er sowohl dem Kernnetz als den Nukleolen die Fähigkeit der Chromidienbildung beimessen will. Es wird in der Arbeit mehrmals davon gesprochen, dass die Chromidialstränge sich „in gleichem Farbenton wie das Chromatin des Kerns färben“, und es wird zum Beweis des nukleären Ursprungs dieser Stränge auf eine Abbildung (Fig. 20) hingewiesen, in der ein Chromidialstrang, der an die Kernmembran tritt, mit einem innerhalb der letzteren gelegenen, dem Kernnetz offenbar angehörigen Faden Zusammenhang aufweisen solle. Gleichzeitig wird aber an anderen Stellen ein Ursprung der Chromidien aus Kernbestandteilen behauptet, die wohl nur als Nukleolen aufgefasst werden können (vgl. z. B. seine Fig. 19).

Auch bei der Erwähnung der verschiedenen Arbeiten über „die funktionellen Strukturen der Drüsenzellen“ und über „Dotterkern der Eizellen“, in deren Ergebnissen Goldschmidt eine Stütze seiner Chromidiallehre sehen zu können glaubt, wird in keiner Weise zwischen denjenigen Arbeiten, wo ein Austritt aus dem Kern ins Zytoplasma von Nukleolarsubstanz, und jenen wo eine Chromatinabgabe seitens des Kernnetzes geschildert wurde, gesondert.

Wir kommen weiter unten bei der Erwähnung unserer eigenen Befunde auf diesen Punkt wieder zurück.

mit grösster Bestimmtheit in Abrede stellen. Denselben Standpunkt nimmt Duesberg (1912) ein, der in seinem Referate nach kritischer Prüfung des von den Anhängern der Chromidiallehre erbrachten Beweismaterials zu dem Ergebnis gelangt, dass in den meisten Fällen der Beweis, dass die im Zytoplasma vorgefundenen, als Chromidien beschriebenen Körper etwas mit „Mitochondrien“ zu tun haben, gänzlich fehle; wo aber die Forscher tatsächlich solche Bildungen vor sich gehabt haben, da ist noch der Ursprung derselben aus dem Kern vollständig zu beweisen.

Obwohl ich der Kritik, welche Duesberg an mehreren Arbeiten der Münchner Schule übt, in manchen Punkten nicht beistimmen kann, weil sie offenbar auf vorausgefassten Meinungen beruht¹⁾, so muss ich ihm doch darin Recht geben, dass für keines der zahlreichen Objekte, bei denen ein Austritt von Kernchromatin geschildert wurde, eine einwandfreie Schilderung des ganzen Verlaufes dieses Prozesses, sowie der postulierten Umbildungen der ins Zytoplasma gelangten Chromatinteilchen bis jetzt geliefert worden ist.

Ich kann mich daher nicht der Ansicht Goldschmidts anschliessen, wenn er den Beweis, dass die „Mitochondrien“ aus Chromidien hervorgehen, „für vollständig erbracht“ erachtet (1910, S. 107). Trotz aller Anerkennung des Werts jener Arbeiten, worauf sich Goldschmidt besonders beruft, ist es mir nicht möglich, einzusehen, dass dieselben etwas mehr als zum Teile recht schwache Indizienbeweise für die genannte Auffassung zu bringen vermocht haben.²⁾

¹⁾ In dieser Hinsicht äusserst charakteristisch ist z. B., dass Duesberg bei seiner Argumentation gegen die Identitätslehre erklärt: „Ich könnte noch hinzufügen, wenn ihr Ursprung aus dem Kern erwiesen wäre, so würde das ein weiteres Argument gegen ihre plastochondriale Natur sein“ (1912, S. 904), und weiter unten (S. 908): „da aber andererseits die zytoplasmatische Natur dieser Elemente (d. h. der „Mitochondrien“) auf Betrachtungen gestützt ist, die wir geltend zu machen Gelegenheit hatten und auf die zurückkommen uns folglich unnötig erscheint, so ist es sicher, dass der von Goldschmidt postulierte Beweis (von ihrem nukleären Ursprung) niemals erbracht werden wird“ (!!).

²⁾ Mit besonderer Befriedigung konstatiere ich, dass sich Jørgensen (1913) in seinen hinterlassenen Zellstudien (S. 197) in genau derselben Richtung ausspricht.

Auch muss ich der Kritik Duesbergs darin beistimmen, dass sich gegen mehrere der Arbeiten, welche von den Angehörigen des Münchner Institutes stammen, die gewichtige Einwendung nicht zurückhalten lässt, dass dieselben augenscheinlich nicht mit der technischen Einsicht ausgeführt worden sind, die, um in schwierigen zytologischen Fragen Ausschlag gebende Resultate zu erzielen, absolut erforderlich ist.

Die Kluft, die betreffs des Ursprungs der „formativen Elemente des Zytoplasmas“ zwischen der Mitochondrienlehre und der Chromidiallehre besteht, hat Hirschler (1913) zu überbrücken versucht. Er meint, man könnte in Anlehnung an gewisse Angaben Fauré-Fremiets „die Mitochondrien als aus zwei Substanzen zusammengesetzt annehmen, von denen die eine einen stabilen und permanenten Bestandteil der Mitochondrien bildet und nur bei Anwendung der spezifischen Mitochondrienmethoden in der Zelle erhalten bleibt, während die zweite nur in gewissen physiologischen Zuständen der Zelle in den Mitochondrien erscheint und auch nach Anwendung gewöhnlicher Fixiermittel im Plasma darzustellen ist, wodurch uns dann die Mitochondrien als transitorische Gebilde, also als Chromidien erscheinen.“ Es würde nach Hirschler vielleicht möglich sein, dass diese transitorische Substanz aus dem Kern in die Mitochondrien, durch die chemischen Metaboliten der letzteren, aufgenommen wird, woraus die grosse Affinität der Mitochondrien zu den Chromatinfarbstoffen zu erklären wäre (S. 388).

Arnold (1914) aber erscheint zurzeit die Vorstellung am sachgemässesten, dass die Chromidien als umgewandelte Strukturbestandteile der Intergranulärsubstanz des Plasmas (seiner „Plasmosomen“ und „Mitosomen“) aufzufassen seien, welche Kernchromatin in gelöster Form aufgenommen, an sich gebunden und event. umgesetzt haben (S. 404—405). —

Wie gross der Meinungsunterschied zwischen den Anhängern der Benda-Me v e s s e n s Theorie und jenen der G o l d s c h m i d t s c h e n Chromidiallehre in betreff des Ursprungs der sog. „Mitochondrien“ und „Chromidien“ auch sein möge, in der Überzeugung stimmen sie jedoch, wie wir oben gesehen haben, miteinander überein, dass die von ihnen beschriebenen färbbaren Zytoplasma-teile als mit bedeutungsvollen Funktionen betraute Strukturgebilde aufzufassen seien, gegen welche die Intergranulärsubstanz des Zytoplasmas mehr in den Hintergrund treten müsse.

Diese Auffassung, die, wie wir sahen, der Ansicht Altmanns sehr nahe steht, hat zwar im letzten Dezennium eine grosse Verbreitung unter den Zytologen gewonnen, darf aber zurzeit noch nicht als allgemein anerkannte Lehre bezeichnet werden. Im Gegenteil, gewichtige Stimmen haben sich gegen diese Verallgemeinerung erhoben und vor voreiligen Schlussfolgerungen auf einem so äusserst schwierigen Forschungsgebiet wie demjenigen der Plasmastrukturen gewarnt.

Wir haben oben (S. 93) gehört, dass ein Zellforscher wie G. Retzius unter denen war, die hier schon vor mehreren Jahren ein Warnungswort ausgesprochen hatten. Neulich hat dann Retzius (1914) die ganze Mitochondrienlehre von Benda und Meves einer kritischen Prüfung unterworfen, und gelangt, nachdem er die alten und neuen Richtlinien der Plasmaforschung eingehend miteinander verglichen und geprüft hat, zu dem Ergebnis, „dass die neuere Lehre, die Plastosomenlehre, auf falsche Wege geraten ist; was in ihr richtig sein kann, ist nicht neu, und was in ihr als neu erscheint, ist nicht richtig, aber unklar und schwankend. Es wäre deshalb zeitgemäss, dass man allgemein darüber klar wird, was richtig und was irrtümlich in der Plasmalehre im ganzen ist, damit nicht die zytologische Forschung, beeinflusst durch scheinbar lockende Schlagworte, wie Plastosomen und dergleichen, in unrichtige Bahnen hineingleite, was unserer Wissenschaft für lange Zeit schaden kann“ (S. 211).

Nach seiner vieljährigen Arbeit auf dem Gebiete der Zellforschung ist Retzius selbst zu der Ansicht gelangt, dass im Protoplasma der Eizellen und vieler anderer Zellarten die Mitomstruktur in verschiedenen Variationen herrscht, indem das Protoplasma aus folgenden Teilen besteht: aus einer scheinbar strukturlosen, aber wahrscheinlich in wechselnder Weise sehr kompliziert zusammengesetzten Zwischensubstanz, dem Paramitom (der Interfilarmasse) Flemmings, und einem Fadengerüst aus mehr oder weniger dicht umeinander sich windenden, nicht netzförmig zusammenhängenden, zuweilen aber dichotomisch geteilten Fäden, in denen sich reihenweise angeordnete feine Körner, die seit langem bekannten Mikrosomen, finden: dem Mitom (der Filarmasse) Flemmings. Offenbar entsprechen die genannten Körner grösstenteils den Plasmosomen J. Arnolds, den Granula (den „Bioblasten“) Altmanns,

sowie auch den Mitochondrien Bendas und den Chondriosomen — Plastosomen von Meves“ (S. 212).

Neben den echten Mikrosomen des eigentlichen Mitoms können nun nach Retzius im Protoplasma mancher Zellarten, z. B. gewisser Epithel-, Drüsen- und Sinneszellen, auch andere Körner vorkommen, die zwischen den Fäden des Mitoms liegen und mit den Mikrosomen also nicht verwechselt werden mögen, z. B. alle die Sekretkörner der Drüsenzellen, die Dotterkörner der Eizellen usw. Diese Körner sind nach den Erfahrungen Retzius' nicht aus den Mitomkörnern herzuleiten, sie entstehen vielmehr in der Zwischensubstanz, dem Paramitom, wo sie sich auch weiter ausbilden (l. c.).

Was endlich die in gewissen Drüsenzellen beschriebenen eigentümlichen faden- oder stabförmigen Gebilde anlangt, so hält Retzius ihre Natur und wie sie sich zu dem Mitom verhalten, für noch nicht genügend aufgeklärt. Diese Fäden, die z. B. in den Pankreaszellen in verschiedenen Funktionszuständen auftreten und dann wieder zu verschwinden scheinen, mit den in gewissen Knorpelzellen und Bindegewebszellen vorkommenden Faden- und Stabbildungen zu einer Gruppe zusammenzuführen, scheint Retzius ganz unnatürlich zu sein. Nach ihren Form- und Färbbarkeitsverhältnissen allein lässt sich die Natur solcher Zellelemente nicht sicher bestimmen.

Gegen den ablehnenden Standpunkt, den Retzius, wie aus dem oben Angeführten hervorgeht, der „Plastosomenlehre“ gegenüber einnimmt, hat Meves (1914) später eingewendet, dass dieser seine Erklärung darin findet, dass Retzius eine für das Studium der Plasmagranula ganz ungeeignete Technik angewandt hat, wodurch ihm offenbar niemals wirklich gute Bilder dieser Plasmalelemente vor Augen gekommen sind, sonst hätte er sich leicht davon überzeugen können, dass die Altmannschen Körner und Fäden und die Strahlungen sich teilender Zellen, ebenso wie die ihnen möglicherweise gleichwertigen, hinsichtlich ihrer Vitalität anfechtbaren Fadengerüste der ruhenden Zellen, „Seite an Seite nebeneinander in der Zelle vorhanden sind“ (S. 280).

Meves wirft Retzius weiter vor, dass er denselben Fehler begehe, wie seinerzeit Flemming, wenn er die in lebenden Zellen sichtbaren Plasmafäden von den Fadenwerken, die man in fixiertem Material beobachten kann, nicht unterscheide. Was

diese letzteren anlangt, die Retzius an zahlreichen Tafeln seiner biologischen Untersuchungen abgebildet hat, so ist Meves „der Ansicht, dass die meisten von ihnen gegen den Verdacht, Artefakte zu sein, nicht im geringsten geschützt sind“ (S. 300). —

In obenstehender kurzer Literaturübersicht habe ich, ohne allzuweit auf Einzelheiten einzugehen, dem Leser einen kurzen Überblick über den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Plasmastrukturen und die zur Zeit herrschenden verschiedenen Meinungen über ihre Natur zu geben gesucht. Wie wir gesehen haben, besteht noch betreffs vieler wichtiger Punkte grosse Meinungsverschiedenheit unter den Zytologen. Fund steht gegen Fund, Theorie gegen Theorie, ja man wäre versucht zu sagen, Glaubensbekenntnis gegen Glaubensbekenntnis.

Neue Hypothesen, wie geistreich sie auch sein mögen, können uns hier nicht weiter bringen. Was wir aber um so mehr nötig haben, sind objektive, mit Kritik und technischer Schulung ausgeführte Beobachtungen an einem möglichst grossen und für derartige Untersuchungen günstigen Material.

Einen anspruchslosen Beitrag hier zu liefern, der diese Forderungen zu erfüllen sucht, ist das Ziel der Untersuchungen über die Plasmagranula, ihre Entstehung und Bedeutung, von deren Ergebnissen unten berichtet werden soll.

Als Material für meine Untersuchungen haben mir in erster Reihe die verschiedenen Zellformen der Haut von *Myxine glutinosa* gedient. Der Grund, warum ich eben dieses Material gewählt habe, ist ein doppelter. Erstens erschien mir diese Haut mit ihren eigenartigen, aus einer gemeinsamen Anlage sich entwickelnden und doch so verschiedenen Drüsenzellenformen für derartige Studien besonders geeignet und verlockend. Zweitens aber hatte ich während meiner früheren, durch mehrere Jahre fortgesetzten Untersuchungen über den Bau des Geschlechtsorgans von *Myxine* Gelegenheit gehabt, mir über die Einwirkung der verschiedenen Fixierungsmittel auf die einzelnen Gewebe und Organe dieses Tieres, sowie auch über andere spezielle Eigenschaften dieses Materials, eine Reihe von Erfahrungen zu sammeln, die ich bei weiteren Untersuchungen an demselben Material nützlich machen zu können hoffte.

Ursprünglich als eine Studie über die funktionellen Veränderungen der Drüsenzellen der Epidermis geplant, haben meine Untersuchungen sich allmählich während der bald vier Jahre, über die sie sich erstreckt, auch auf die übrigen Elemente der Haut ausgedehnt, wodurch gleichzeitig diese Arbeit zu einer Monographie der Haut von *Myxine* herangewachsen ist.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 1.

- Altmann, R., 1890: Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. I. Aufl., Leipzig 1890, II. Aufl. 1894.
- Arnold, J., 1914: Über Plasmastrukturen und ihre funktionelle Bedeutung, Jena.
- Benda, C., 1897: Neuere Mitteilungen über die Histogenese der Säugetierspermatozoen. Verh. d. phys. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1896—1897.
- Derselbe, 1898: Über die Spermatogenese der Vertebraten und höheren Evertrebraten. Ibid. Jahrg. 1897—1898.
- Derselbe, 1899, 1: Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Ibid. Jahrgang 1898—1899.
- Derselbe, 1899, 2: Weitere Beobachtungen über die Mitochondria und ihr Verhältnis zu Sekretgranulationen nebst kritischen Bemerkungen. Ibid. Jahrg. 1899—1900.
- Derselbe, 1903: Die Mitochondria. *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd. 12, 1902.
- Bilek, J., 1909: Über die fibrillären Strukturen in den Muskel- und Darmzellen der Ascariden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 93.
- Derselbe, 1910, 1: Noch ein Wort über die fibrillären Strukturen in den Darmzellen der Ascariden. *Anat. Anz.*, Bd. 36.
- Derselbe, 1910, 2: Die Muskelzellen der grossen Ascarisarten. Ibid., Bd. 37.
- Bouin, P., 1905: Ergastoplasme, pseudochromosomes et mitochondria. *Archives de zoologie expérimentale et générale*. T. 3. 4^{me} sér.
- Brunn, A. von, 1884: Beiträge zur Kenntnis der Samenkörper und ihrer Entwicklung. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 23.
- Champy, Chr., 1911: Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion. *Arch. d'anat. micr.*, T. 13.
- Duesberg, J., 1912: Plastosomen, „Apparato reticolare interno“ und Chromidialapparat. *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd. 20, 1912.
- Eklöf, H., 1914: Chondriosomenstudien an den Epithel- und Drüsenzellen des Magen-Darmkanals und den Ösophagusdrüsenzellen bei Säugetieren. *Anat. Hefte*, Bd. 51.
- Flemming, W., 1882: Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig.
- Derselbe, 1894: Morphologie der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd. 3, 1893.
- Derselbe, 1898: Morphologie der Zelle. Ibid., Bd. 7, 1897.
- Derselbe, 1899: Über Zellsubstanz. Eröffnungsrede. *Verhandl. d. anat. Gesellschaft in Tübingen Anat. Anz.*, Bd. 16, *Ergänzungsheft*.
- Archiv f. mikr. Anat.* Bd. 89. Abt. I.

- Garnier, Ch., 1897: Les filaments basaux des cellules glandulaires. *Bibliographie anatomique*, 1897.
- Goldschmidt, R., 1904: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. *Zool. Jahrb., Abt. f. Anat.*, Bd. 21.
- Derselbe, 1910: Das Skelett der Muskelzelle von *Ascaris* nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. 4.
- Held, H., 1912: Über den Vorgang der Befruchtung bei *Ascaris megalocephala*. *Anat. Anz.*, Bd. 41, *Ergänzungsheft*.
- Hertwig, R., 1899, 1: Über Kernteilung, Richtungkörperbildung und Befruchtung bei *Actinosphaerium* Eichhorni. *Abh. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss.*, Bd. 19.
- Derselbe, 1899, 2: Über Enzystierung und Kernvermehrung bei *Arcella vulgaris*. *Festschrift für C. v. Kupffer*, Jena.
- Derselbe, 1902: Die Protozoen und die Zelltheorie. *Arch. f. Protistenkunde*, Bd. 1.
- Derselbe, 1904: Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium* Eichhorni. *Festschrift für E. Häckel*, Jena.
- Derselbe, 1907: Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. *Sitzungsber. der Gesellschaft f. Morphol. u. Physiol. in München*, 1907.
- Hirschler, J., 1912: Zur Kenntnis der „Chromidialstränge“ in den *Ascaridenzellen*. *Anat. Anz.*, Bd. 41.
- Derselbe, 1913: Über die Plasmastrukturen (Mitochondrien, Golgischer Apparat u. a.) in den Geschlechtszellen der *Ascariden*. *Arch. f. Zellforschung*, Bd. 9.
- Hoven, H., 1910: Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriome dans la sécrétion. *Anat. Anz.*, Bd. 37.
- Derselbe, 1912: Ausführliche Arbeit mit demselben Titel in *Arch. f. Zellforschung*, Bd. 8.
- Jørgensen, M., 1913: Zellenstudien. III. Beitrag zur Lehre vom Chromidialapparat nach Untersuchungen an Drüsenzellen von *Piscicola*. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. 10.
- Just, E. E., 1915: The Morphology of normal Fertilization in *Platynereis megalops*. *Journ. of Morphol.*, Vol. 26.
- Kemnitz, G. von, 1912: Die Morphologie des Stoffwechsels bei *Ascaris lumbricoides*. Ein Beitrag zur physiologisch-chemischen Morphologie der Zelle. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. 7.
- Lams, H., 1910: Recherches sur l'oeuf de Cobaye (*Cavia Cobaya*). Maturation, Fécondation, Segmentation. *Comptes rendus de l'Assoc. des Anatomistes*, douzième Réunion, Bruxelles.
- Levi, G., 1914: Das Verhalten der Chondriosomen bei den früheren Entwicklungsstadien der Säugetiere. *Verhandl. d. anat. Gesellsch. in Innsbruck*. *Anat. Anz.*, Bd. 46, *Ergänzungsh.*
- Derselbe, 1915: Il comportamento dei condriosomi durante i più precoci periodi dello sviluppo dei Mammiferi. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. 13.

- Lewis, M. R. and Lewis, W. H., 1915: Mitochondria (and other Cytoplasmic Structures) in Tissue Cultures. The Americ. Journ. of Anat., Vol. 17.
- Lillie, F. R., 1912: Studies of Fertilization in Nereis. III. The Morphology of the normal Fertilization of Nereis. Journ. of Experiment. Zool., Vol. 12.
- Meves, Fr., 1900: Über den von La Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56.
- Derselbe, 1907, 1: Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz., Bd. 31.
- Derselbe, 1907, 2: Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse Flemmings. Ibid., Bd. 31.
- Derselbe, 1908: Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Zytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72.
- Derselbe, 1910, 1: Über Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes, sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne. Ibid., Bd. 75.
- Derselbe, 1910, 2: Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasmas. Beobachtungen an weissen Blutzellen. Ibid., Bd. 75.
- Derselbe, 1910, 3: Über Aussaat männlicher Mitochondrien im Ei bei der Befruchtung. Anat. Anz., Bd. 36.
- Derselbe, 1911, 1: Über die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 76.
- Derselbe, 1911, 2: Zum Verhalten des sogenannten Mittelstückes des Echinidenspermiums bei der Befruchtung. Anat. Anz., Bd. 40.
- Derselbe, 1912, 1: Weitere Beobachtungen über das Verhalten des Mittelstückes des Echinidenspermiums bei der Befruchtung. Ibid., Bd. 40.
- Derselbe, 1912, 2: Verfolgung des sogenannten Mittelstückes des Echinidenspermiums im befruchteten Ei bis zum Ende der ersten Furchungsteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 80.
- Derselbe, 1913: Über das Verhalten des plastosomatischen Bestandteiles des Spermiums bei der Befruchtung des Eies von *Phallusia mammillata*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 82.
- Derselbe, 1914, 1: Die Plastochondrien in dem sich teilenden Ei von *Ascaris megalocephala*. Ibid., Bd. 84.
- Derselbe, 1914, 2: Was sind die Plastosomen? Antwort auf die Schrift gleichen Titels von G. Retzius. Ibid., Bd. 85.
- Derselbe, 1915: Über Mitwirkung der Plastosomen bei der Befruchtung des Eies von *Filaria papillosa*. Ibid., Bd. 87.
- Prenant, A., 1910: Les mitochondries et l'ergastoplasme. Journ. de l'Anat., T. 46.
- Regaud, Cl., 1909: Participation du chondriome a la formation des grains de ségrégation dans les cellules des tubes contournés du rein (chez les ophidiens et les amphibiens). Compt. rend. de la Soc. de Biol., T. 46.

- Regaud, Cl. et Mawas, J., 1909: Sur la structure du protoplasma (Ergastoplasme, Mitochondries, Grains de ségrégation) dans les cellules séro-zytogenes des acini et dans les cellules des canaux excréteurs de quelques glandes salivaires de Mammifères. *Compt. rend. Assoc. Anat. Nancy*.
- Retzius, G., 1909: Kurzer Rückblick auf die Spermien der Säugetiere. *Biolog. Unters., neue Folge*, Bd. 14.
- Derselbe, 1910: Über den Bau des Eies der Echinodermen im unbefruchteten und befruchteten Zustand. *Biolog. Unters., neue Folge*, Bd. 15.
- Derselbe, 1914: Was sind die Plastosomen? *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 84.
- Schlatter, G., 1899: Der gegenwärtige Stand der Zellenlehre. *Kritische Studie. Biolog. Zentralblatt*, Bd. 19.
- Valette St. George, A. von la, 1886: *Spermatologische Beiträge*. 2. Mitteil. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 27.
- Van der Stricht, O., 1909: La structure de l'oeuf des Mammifères (Chauve-souris, *Vesperugo noctula*). 3e partie. L'ovocyte à la fin du stade d'accroissement, au stade de la maturation, au stade de la fécondation et au début de la segmentation. *Mem. de l'Acad. Royale de Belgique*, 2e sér., T. 2.
- Vejdovsky, F., 1907: Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. *Abh. d. Kgl. Böhm. Gesellsch. d. Wiss.*, Prag.
- Zoja, L. und R., 1891: Über die fuchsinophilen Plastidulen. *Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt.*, Jahrg. 1891.

Kapitel 2.

Orientierende Übersicht über den feineren Bau der Haut von *Myxine*. Frühere Untersuchungen.

Myxine glutinosa hat, wie allgemein bekannt, ihren Namen bekommen wegen ihres Vermögens, binnen kurzer Zeit eine fast unglaubliche Menge von Schleim zu produzieren. Dieser Schleim zeichnet sich durch seine grosse Zähigkeit aus. So bedeutend ist dieselbe, dass man Tiere, die in einem Eimer gehalten werden, mittels der von ihnen abgesonderten Schleimmasse leicht aus dem Wasser emporheben kann.

Bei näherer Untersuchung der gefangenen Tiere bemerkt man, dass ihre ganze Hautoberfläche von einer Schicht zähen Schleims, der durchsichtig wie Glas ist, immer überzogen wird. Wenn die Tiere mit den Händen oder mit einem Instrument berührt oder durch den Zusatz von Essigsäure zum Wasser gereizt werden, nimmt die Schleimschicht rasch an Mächtigkeit zu, und gleichzeitig tritt ein milchweisses, äusserst zähes Sekret in reichlicher Menge

aus den Öffnungen der zahlreichen Schleimsäcke heraus, die an beiden Seiten des Körpers dem Bauche entlang gelegen sind, um sich dem vom übrigen Teil der Oberhaut produzierten Schleim beizumischen.

Jedem Morphologen, der Gelegenheit gehabt hat, die enorme Schleimproduktion der Myxinen zu beobachten, muss es eine lockende Aufgabe erscheinen, durch Untersuchungen über den feineren Bau der Haut die Bildung dieses Schleimes näher zu verfolgen. Wie wir unten gleich sehen werden, ist die Haut von Myxine auch zu wiederholten Malen Gegenstand eingehender anatomischer Untersuchungen gewesen.

Bevor wir auf die Ergebnisse dieser Untersuchungen näher eingehen, wollen wir uns an der Hand einiger Abbildungen über die gröberen Züge des Baues der Haut kurz orientieren.

An einem gefärbten Vertikalschnitt durch die Körperhaut von Myxine (Fig. 1) unterscheidet man gleich drei voneinander scharf getrennte Schichten: Zu äusserst eine aus mehreren Epithelzellenlagen bestehende Epidermis. Als zweite Schicht folgt ein dickes Corium, das aus zahlreichen zur Oberfläche parallel verlaufenden, sich gegenseitig kreuzenden Bindegewebslamellen zusammengesetzt wird und zahlreiche Pigmentzellen enthält. Als tiefste Schicht schliesst sich endlich dem Corium ein mächtig entwickeltes subcutanes Gewebe an, das aus grossen blasenförmigen Fettzellen besteht, die in einem ziemlich faserarmen gallertartigen Bindegewebe eingelagert sind. Nach Benutzung der gewöhnlichen Fixierungsmittel und Einbettung der Hautstücke in Paraffin hat sich das Fett dieser Zellen vollständig gelöst. Die zwischen ihnen gelegenen feinen Bindegewebsfasern bilden dann in den Präparaten ein unregelmässiges Balkenwerk, innerhalb dessen Maschen nur die grossen Kerne der Fettzellen und einige feine Plasmazüge vorgefunden werden.

Von den drei Schichten der Haut lenkt vor allem die Epidermis unsere Aufmerksamkeit auf sich.

Nach Anwendung des Biondischen Dreifarbgemisches lässt die Oberhaut zwei nicht scharf voneinander getrennte Schichten unterscheiden: eine tiefere, die leicht rosagefärbt ist und aus mehreren Lagen kleiner Zellen mit relativ grossen ovoiden Kernen besteht, und eine oberflächlichere Schicht, die zwei bis drei Zellenlagen dick ist, und deren Elemente grösser, zum Teil hoch

zylindrisch sind, basalgestellte, querovale oder sichelförmige Kerne haben und einen Zelleib, der hell blaugrün tingiert ist.

Zwischen den Zellen der beiden Schichten, besonders zwischen jenen der tieferen Schicht kommen zwei Arten grösserer Elemente in nicht geringer Zahl vor. Von diesen sind die einen bläschenförmig, mit einem scheinbar homogenen Inhalt, der ähnlich wie die Zelleiber der oberflächlichen Schicht blaugrün gefärbt ist und in seiner Mitte einen unregelmässig sternförmigen, intensiv rot gefärbten Flecken enthält. Die anderen haben eine kolben- oder birnförmige Gestalt und sind rötlichgelb gefärbt. Ihr Inhalt erscheint, bei schwacher Vergrößerung untersucht, körnig oder fädig. Die Verteilung der beiden auffälligen Bestandteile der Oberhaut geht aus der Fig. 2, die ein Stück eines ungefärbten Totalpräparates der Körperhaut wiedergibt, noch klarer als aus dem Vertikalschnitte hervor.

Bei etwas stärkerer Vergrößerung untersucht, lassen senkrecht zur Oberfläche der Haut geführte Schnitte nach geeigneter Vorbehandlung und Färbung einige weitere bemerkenswerte Strukturverhältnisse der Epidermis leicht wahrnehmen (vgl. Fig. 3).

Die kleinen Zellen der tieferen Schicht zeigen eine sehr auffallende Abgrenzung des unmittelbar unterhalb des Kerns gelegenen Plasmaabschnittes vom übrigen Teil des Zelleibs. Die Zellen aber, welche die oberflächlichste Lage der Epidermis bilden und die, wie ihre intensive Färbung mit *Delafields* Hämatoxylin lehrt, Schleim enthalten, zeichnen sich durch eine eigentümliche Stäbchenstruktur ihrer oberen Teile aus. In den grossen birnförmigen Elementen entdeckt man nun einen Zellkern, und ihr sonstiger Inhalt erweist sich aus dichtgedrängten, zentral gelegenen Körnern und unter der Zelloberfläche gesammelten, stark gewundenen Fäden bestehend. Wir wollen diese letzteren Zellen nach dem auffälligsten Teil ihres Inhalts als Fadenzellen bezeichnen, die grossen bläschenförmigen Elemente aber, deren ganzer Zelleib, vom zentralen Flecken abgesehen, mit den zur Schleimfärbung allgemein benutzten basischen Teerfarbstoffen sowie mit Hämatoxylin- und gewissen Karmin gemischen intensiv tingiert wird, grosse Schleimzellen nennen.

Bei Durchmusterung einer grösseren Anzahl von Schnittpräparaten findet man, dass diese beiden grossen Zellformen der Epidermis sich an vielen Stellen der Oberfläche der Haut genähert

haben, als würden sie ihren Inhalt hier bald entleeren. In der Tat gelingt es nun auch gar nicht selten, grosse Schleimzellen aufzufinden, die eben im Begriff sind, dies zu tun. Viel seltener lässt sich ein ähnliches Verhalten der Fadenzellen nachweisen (vgl. Fig. A u. B).

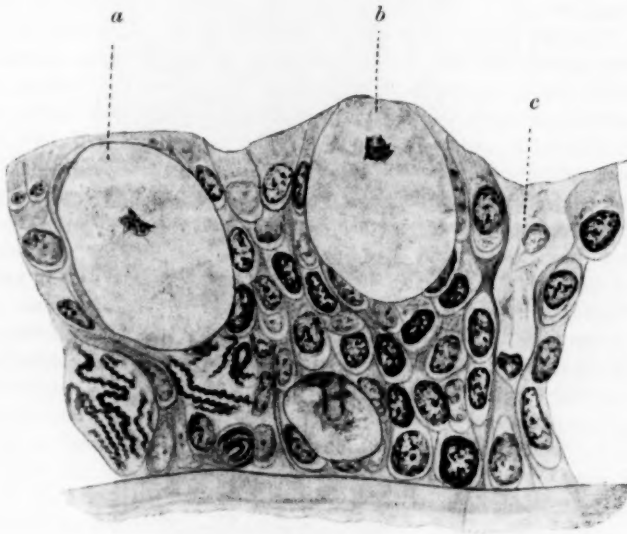


Fig. A

Senkrecht auf die Oberfläche geführter Schnitt durch die Epidermis einer 20 cm langen Myxine.

Fixierung: Flemmings Gemisch, Färbung: Heidenhains Eisenhämatoxylin. a grosse Schleimzelle, welche sich der Oberfläche der Haut genähert hat; b eine ähnliche Zelle, die im Begriff ist, ihren Inhalt auf die Oberfläche der Haut zu entleeren; c Spalt in der Oberhaut, durch die Entleerung einer grossen Schleimzelle hervorgerufen.

Das Feststellen dieser Tatsache lehrt uns, dass die beiden grossen Zellformen der Epidermis Drüsenzellen sind.

Es soll im folgenden unsere Aufgabe sein, den Bau, womöglich auch die Entwicklung der verschiedenen Zellformen der Epidermis, sowie die Struktur der übrigen Teile der Haut von Myxine genauer zu schildern. Ehe wir aber auf die Ergebnisse unserer Untersuchungen übergehen, soll die über unser Thema vorliegende Literatur kurz besprochen werden.

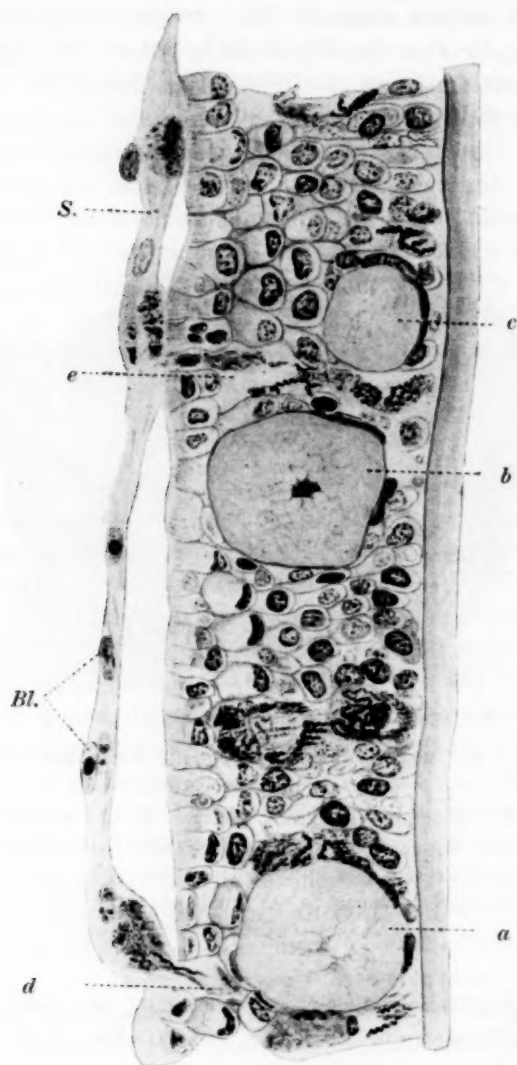


Fig. B.

Schnitt aus derselben Serie wie die Fig. A.

a, b, c grosse Schleimzellen; d u. e zwei Fadenzellen, deren Inhalt zum grössten Teil auf die Oberfläche der Haut entleert worden ist. Bl. Blutzellen, S. Schleim.

Die ersten Mitteilungen über den feineren Bau der Myxinehaut verdanken wir Kölliker (1860) und Blomfield (1882).

Über die Ergebnisse dieser beiden Forscher hat Retzius (1905) eingehend berichtet, es soll deswegen hier nur auf ihre Hauptresultate kurz hingewiesen werden.

Kölliker gibt als erster eine Übersicht der verschiedenen Lagen der Haut sowie der verschiedenen Epidermiselemente. An den Oberflächenzellen beschreibt er das Vorhandensein von porösen Säumen. Seine schönste Entdeckung ist jedoch an die grossen birnförmigen Drüsenzellen geknüpft, indem er hier einen zusammengewickelten, korkzieherartig gedrehten Faden entdeckte, weshalb er diese Zellen auch als Fadenzellen bezeichnete. Seine Mitteilung ist leider durch keine Abbildungen erläutert. Die ersten solchen wurden erst mehr als zwanzig Jahre später von Blomfield gegeben. Blomfield hat offenbar die Arbeit Köllikers nicht gekannt. Er unterscheidet dieselben drei Lagen der Haut wie Kölliker: die Epidermis, die Dermis und das subcutane Gewebe. Von den grossen Fettzellen des letzteren und ihrem Verhalten gibt er eine treffende Schilderung. Er scheint auch den von Kölliker zuerst beschriebenen Kutikularsaum der oberflächlichsten Zellage gesehen, ohne jedoch, wie seine Fig. 2a lehrt, die feinere Struktur desselben erkannt zu haben. Blomfield hat die Fäden der grossen birnförmigen Zellen nicht gesehen, er beschreibt ihren Inhalt einfach als körnig. Über die grossen bläschenförmigen Schleimzellen enthält seine Arbeit dagegen mehrere neue und richtige Beobachtungen. Sie sind von einer Membran begrenzt und zeigen im Innern eine fein granulirte Masse mit einem färbaren Flecken, der der Rest des Kerns zu sein scheint. Von dieser granulierten Masse strahlen in chromfixierten Präparaten radiierende Fortsätze nach der Peripherie aus, wodurch die ganze Zelle ein spinnenartiges Aussehen bekommt.

In seinem grossen Werke über die Epidermis behandelt Maurer (1895) eingehend den Bau der Oberhaut von *Bdellostoma* und *Myxine*. Seine Untersuchungen haben für uns vor allem deswegen Interesse, weil sie den ersten Versuch darstellen, die Entwicklung der kleinen und grossen Schleimzellen aus den indifferenten Elementen der tiefen Lage der Epidermis klarzulegen. Dagegen bringen sie über die feinere Struktur der Fadenzellen, deren Inhalt nur aus feinen, stark lichtbrechenden Körnern bestehend geschildert wird, und die als Körnerzellen bezeichnet werden, nur wenig Neues.

Die Umbildung der indifferenten Zellen zu kleinen Schleimzellen findet nach Maurer in der Weise statt, dass in der freien Hälfte der Zelle, unmittelbar dem Kern angelagert, ein kleiner glasheller Tropfen im Plasmakörper der Zelle auftritt. In der folgenden Lage hat sich der Tropfen, der sich nach seinen Farbenreaktionen als Schleim ergibt, so vergrössert, dass der Kern eine napfartige Vertiefung an der Stelle seiner Anlegung zeigt; in der oberflächlichsten Schicht ist er endlich so angewachsen, dass die ganze Zelle durch ihn aufgebläht erscheint. Der Kern ist nun ganz abgeplattet und basal gelagert, wie in einer Becherzelle höherer Wirbeltiere. Diese oberflächlichste Zellenlage besitzt einen deutlichen Kutikularsaum, der nach Maurer aus zwei Schichten besteht: einer tieferen dicken Schicht, die fein senkrecht gestreift und mattglänzend ist, und einer oberflächlichen Schicht,

die sehr fein, homogen und stark lichtbrechend erscheint. Offenbar ist die tiefere Schicht Maurers mit dem Porensaum Köllikers identisch. Nach der Meinung Maurers öffnen sich nun diese Schleimzellen nicht wie Becherzellen an der freien Oberfläche der Epidermis, um ihren Schleim zu entleeren. Die Abgabe des Schleimes erfolgt vielmehr in der Weise, dass die ganzen Zellen der obersten Lage sich ablösen, nachdem die Zellen der darunter liegenden Lage Kutikularsäume entwickelt haben.

Die grossen Schleimzellen besitzen im ausgebildeten Zustand meist eine kugelige oder eiförmige Gestalt. Im Zentrum liegt ein Gebilde, das kernähnlich aussieht und ein sehr verschiedenes Verhalten zeigt, je nach dem Sekretinhalt der Zelle. Die ganz jungen Schleimzellen, die stets zwischen den Elementen der tiefsten Zylinderlage der Epidermis liegen, lassen fünf Teile unterscheiden: zu äusserst eine feine homogene Zellmembran; daran schliesst sich zweitens eine dünne Lage von körnigem Plasma. Auf diese folgt drittens die homogene Schleimschubstanz, die von feinen Plasmafäden durchsetzt wird, und diese treten alle radiär zum vierten Teil, dem feinstwabigen Endoplasma, das einen grossen, dunkel gefärbten, unregelmässig gestalteten Körper, der nichts anderes als den Kern darstellt, als fünften Teil einschliesst. Das Endoplasma wird aus kleinen Bläschen zusammengesetzt, die ins Plasma austretende Kernsubstanzteile darstellen. An der Oberfläche dieses Endoplasmas findet unter Berstung der kleinen Bläschen eine fortwährende Bildung von Schleim statt. Hierdurch wird einerseits der Schleim vermehrt und dadurch die Zelle vergrössert, andererseits das wabige Endoplasma allmählich aufgebraucht, wenn der Kern sich aller disponiblen Substanz entledigt hat, und so verschwindet allmählich unter Schleimbildung das Endoplasma und der Kern, und es bleibt ein unregelmässiger Schollen von Kernrest in der Zelle liegen. Die Zelle gelangt dann zur freien Oberfläche, öffnet sich hier, und ihr Inhalt wird ausgestossen.

In einer kleinen Mitteilung über den feineren Bau des Darmkanals von *Myxine* habe ich (1898) auf die grosse Übereinstimmung im Bau zwischen dem Kiemendarmepithel und der Epidermis hingewiesen und in dieser Verbindung eine kurze Beschreibung der Epidermiselemente geliefert. Ich fand die tiefen Lagen der Epidermis aus zylindrischen oder polygonalen Zellen mit verhältnismässig grossen Kernen, die oft in Teilung begriffen sind, bestehend. Diese Schichten stellen die jüngsten Zellgenerationen der Epidermis dar, von denen aus die Neubildung der Epithelelemente vorsichgeht. An diese schliessen sich nach oben zu kleine ovoide oder sphärische Schleimzellen, deren Kerne bis an die Zellbasis hinabgedrängt sind. Die oberflächlichste Schicht besteht endlich aus zylindrischen oder nach unten zugespitzten Zellen mit sphärischen oder ovoiden Kernen. Sie sind mit einer Kutikula versehen. Im Anschluss an Maurer wird das Zugrundegehen des Kerns der grossen Schleimzellen während der Schleimbildung geschildert, im Gegensatz zu den Befunden dieses Forschers aber der Inhalt der birnförmigen Drüsenzellen als fädig bezeichnet.

Eine sehr wertvolle Studie über den Bau der *Myxine*haut verdanken wir G. Retzius (1905). Er hat den feineren Zellstrukturen sowie der Entwicklung der verschiedenen Epidermiselemente mit modernen Methoden eine

eingehende Untersuchung gewidmet; seine Studie wird durch treffliche Abbildungen erläutert.

Wie es aus der von Retzius gelieferten Literaturübersicht hervorgeht, hat er von der Arbeit Maurers keine Kenntnis gehabt. Nur die Vorarbeiten von Kölliker und Blomfield werden erwähnt.

Während Maurer eine fortschreitende Verschleimung des Zellkörpers der kleinen Epidermiselemente gegen die Oberfläche der Haut vorfand und in den oberflächlichen Lagen derselben somit nur verschiedene Entwicklungsstadien einer und derselben Zellenform sah, unterscheidet Retzius hier zwei verschiedene Zellenformen. Die Zellen der ersteren Form sind zylindrisch, an der Oberfläche der Haut palisadenartig nebeneinander gestellt, in ihrem unteren oder mittleren Teil haben sie einen ovalen oder mehr kugeligen Kern. Dieser liegt in einem hell erscheinenden Raume der Zelle, welcher von einem ziemlich weitmaschigen Protoplasmanetzwerk durchflochten ist, in dessen Knotenpunkten sich dunklere Körnchen finden. Der Raum erstreckt sich nach unten hin, unter den Kern, ist aber hier in der Regel, wenn er nur eng ist, ohne sichtbares Netzwerk. Ringsum ist dieser Raum von einer verdichteten Membran umschlossen, welche die Zelle begrenzt. Nach oben hin ist derselbe Raum gewölbt und endigt scharf gegen die obere Partie der Zelle abgesetzt. Diese obere Partie stellt, wie schon Kölliker angegeben hat, einen Saum dar, der, wie dieser Autor sagt, gewissermaßen „porös“ ist; man sieht nämlich in demselben bei starker Vergrößerung eine lotrecht gerichtete streifige Struktur mit sehr feinen, helleren Streifen zwischen den dunkleren Stäbchen; diese Stäbchen zeigen sich deutlich feingekörnt; sie bestehen allem Anschein nach aus Körnerreihen; es liegt offenbar eine Art Protoplasmastruktur vor mit zu Fasern angeordneten glänzenden Körnchen. Ob nun aber die äusserst engen Zwischenräume zwischen diesen Körnerreihen als wirkliche Porenkanälchen aufzufassen sind, ist nach der Meinung von Retzius ganz unsicher. Ihm scheint es kaum der Fall zu sein.

Zwischen diesen Zellen findet man in wechselnder Anzahl eine andere Zellenform, die sich mit Hämatoxylin oder Toluidin leicht färben lassen. Sie sind länger als die ersteren, reichen mit ihrem unteren ampullenartig etwas erweiterten Ende weiter in die Epidermis hinab und mit ihrem oberen Ende bis an die Oberfläche. Ihr Kern, der in den basalen Teil der Zelle hinabgedrückt ist, hat Napfform. Aber auch die Struktur des Protoplasmas dieser Zellen ist von der zuerst beschriebenen verschieden, indem sie weit dichter netzförmig ist und über dem Kern keinen hellen Raum einschliesst; unter dem Kern findet sich in der Regel ein enger heller Raum. Am oberen freien Zellenende sieht man nicht selten eine saumartige Struktur, welche derjenigen der ersten Zellenart etwas ähnelt; dieser „Saum“ ist aber gegen das übrige Protoplasma nicht scharf abgegrenzt.

Zwischen den unteren bauchigen Enden dieser zweiten Zellenform und nach unten von denen der ersteren Form findet man eine Reihe von Zellen, die jenen in vielen Hinsichten ähnlich sind und offenbar jüngere Entwicklungsstufen derselben darstellen. Wieder nach unten von dieser zweiten Zellenreihe finden sich mehr indifferente Zellen, die eine unregelmässige Form haben. In der Umgebung des Kerns sieht man hier sehr oft einen hellen Raum, in

dem das grossmaschige Protoplasmanetz liegt. Auch Retzius findet in den untersten Reihen der Epidermis hier und da Kernteilungsfiguren und betrachtet die Zellen dieser tieferen Schichten als Ersatzzellen.

In betreff der Struktur der grossen Schleimzellen oder „Blasenzellen“, wie sie Retzius nennt, stimmen seine Befunde in allem Wesentlichen mit denen Maurers überein. Er bemühte sich vergebens, die allerersten Entwicklungsstadien dieser Zellen, u. a. wie sie aus den jungen Zellen der unteren Schichten entstehen, aufzufinden.

Eine besondere Aufmerksamkeit hat Retzius bei seinen Untersuchungen den Fadenzellen gewidmet. Sie haben nach seiner Auffassung offenbar eine äusserst dünne Hülle, obwohl diese schwer zu sehen ist. Im unteren Ende der Zelle liegt der ovale Kern. Was nun den von Kolliker beschriebenen Faden dieser Zellen betrifft, den weder Blomfield noch Maurer gesehen haben, so stellt Retzius fest, dass er in der Tat auch vorhanden ist; derselbe bildet aber nicht den einzigen Inhalt der Zelle, sondern hat seine Lage unter der Membran, zwischen ihr und den von Blomfield zuerst beobachteten Körnern. In jeder Zelle gibt es kaum mehr als einen einzigen Faden; er windet sich in den zierlichsten Biegungen, bald mehr der Quere, bald mehr der Länge der Zellenachse nach. In allen mehr ausgebildeten Zellen ist der Faden spiralig um sich selbst gedreht, und zwar in kurzen Windungen. Er färbt sich an Zenkerpräparaten mit Heidenhains Hämatoxylin in wunderschöner Weise.

In der untersten Epidermisschicht fand Retzius nicht selten ganz junge Zellen dieser Art, bei denen der Faden in der Entwicklung begriffen war. „Bei diesen Zellen ist der Faden noch viel dünner als bei den fertigen und bildet weniger dichte Windungen; er ist auch noch nicht spiralig gedreht, sondern mehr gerade verlaufend. In diesen früheren Entwicklungsstadien findet er sich nur am unteren Ende der Zelle, um sich immer mehr nach oben hin zu erweitern. Er windet sich aber schon in verschiedenen Biegungen um den ganzen Zellenbauch herum. An solchen Zellen sieht man unter dem Kerne einen kurzen Fuss nach der Cutisfläche gehen, wo derselbe, wie bei den übrigen Zellen der unteren Reihe, breit endigt“ (S. 71). Über die Frage, wie dieser Faden entsteht, äussert sich Retzius nicht. Aus ihrer Beschaffenheit geht hervor, dass die Fadenzellen eine Art sekretorischer Zellen sind. Nur ein einziges Mal gelang es aber Retzius, in seinen zahlreichen Präparaten eine Zelle dieser Art zu finden, die an die eigentliche Oberfläche der Epidermis reichte.

In seiner Arbeit über die Epidermiszellen und ihre Strukturen behandelt Studnička (1909) auch den Bau der Epidermis von Myxine und liefert zwei Abbildungen der indifferenten Basalzellen der Oberhaut. Seine Resultate stimmen in den wesentlichen Punkten mit denen von Maurer und Retzius überein. Seine Arbeit enthält jedoch auch einige neue Beobachtungen über eine Struktur der Basalzellen, der von früheren Untersuchern wenig Aufmerksamkeit gewidmet wurde. In diesen Zellen fand der Verfasser, dass die äussere Protoplasmaschicht an ihrem inneren Rand gegen die den Kern umgebende zentrale Schicht kapselartig verdichtet war. Retzius hatte diese Kapselbildungen der Basalzellen auf einigen seiner Abbildungen gezeichnet, sie im Texte aber nicht erwähnt. Es handelt sich nach der Meinung des

Autors „um hier abgelagerte Schichten einer anscheinend festeren, sehr lichtbrechenden und mit allen Farbstoffen intensiv sich färbenden Substanz, welche selten gleichmässig dicht ist. In der Regel ist diese Kapsel an den Polen der länglichen Zellen bedeutend dicker, doch verdünnt sie sich hier manchmal, gerade im Gegenteil, ein wenig; oft sieht man inmitten einer Verdickung eine vollkommene Dehiszenz der Kapsel. Besonders an Basalzellen kann solche Dehiszenz am unteren Pole der Zellen sehr auffallend sein, da sich hier die Kapsel unmittelbar davor stark verdickt (Fig. 48)² (S. 83—84). Diese Kapselbildungen entstehen nach der Meinung Studničkas dadurch, dass die Zelle, resp. ihr Endoplasma, gewisse Stoffe in ihrer exoplasmatischen Hülle ablagert; diese Stoffe maskieren die ursprüngliche Fibrillenstruktur der Zellmembran und verleihen ihr an den betreffenden Stellen das eigentümliche Aussehen und gewiss auch eine viel grössere Festigkeit als ihr sonst zukommen würde. —

Auf die in der Literatur vorliegenden, sparsamen Angaben über die sensiblen Nervenendigungen in der Haut von *Myxine* wollen wir hier nicht eingehen, ihre Erwähnung aber auf ein späteres, diese Frage behandelndes Kapitel aufschieben.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 2.

- Blomfield, J. E., 1882: The Thread-cells and Epidermis of *Myxine*. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. 22.
 Kölliker, A., 1860: Über den Inhalt der Schleimsäcke der Myxinoiden und die Epidermis der Neunaugen. Würzb. Naturwiss. Zeitschr., Bd. 1.
 Maurer, Fr., 1895: Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig.
 Retzius, G., 1905: Über den Bau der Haut von *Myxine glutinosa*. Biolog. Untersuch. Neue Folge, Bd. 12.
 Schreiner, K. E., 1898: Zur Histologie des Darmkanals bei *Myxine glutinosa*. Bergens Mus. Aarb., 1898.
 Studnička, F. K., 1909: Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten. Anat. Hefte, Bd. 39.

Kapitel 3.

Untersuchungsmethoden.

Die Myxinen, die mir für diese Untersuchungen zum Material dienten, habe ich während der letzten drei Sommer in der Nähe der Biologischen Station zu Dröbak gesammelt. Die Tiere kamen mir immer lebend in die Hände, und zwar in einer so grossen Anzahl, dass ich reiche Gelegenheit hatte, die verschiedensten Untersuchungsmethoden anzuwenden.

Zur Orientierung über den Bau der Haut eignen sich vorzüglich die bei jedem mikroskopischen Kurs gebräuchlichen Methoden: Fixierung in Formalin (10 proz.), Zenkers Flüssigkeit, Sublimat-Essigsäure oder Flemmings Gemisch mit nachfolgender Färbung der Schnitte mit Hämatoxylin-Eosin,

Biondis Dreifarbgemisch oder Hämatoxylin-Safranin-Pikrinsäure nach Stöhr (vgl. Fig. 1 u. 3).

Wenn man an den gefärbten Schnittpräparaten die verschiedenen Formelemente der Haut kennen gelernt hat, leisten frisch zubereitete Zupfpräparate, oder solche, die nach Einlegung kleiner Hautstücke in Hayems Flüssigkeit oder dünne Osmiumlösungen gewonnen werden, für das weitere Studium, vor allem der Epidermiselemente, vorzügliche und nicht zu entbehrende Dienste.

Um die verschiedenen Plasmastrukturen und paraplastische Einschlüsse der Zellen zu studieren, ist es aber notwendig, einige weitere Methoden zu benutzen.

Ich habe während meiner Untersuchungen eine grosse Zahl der zu diesem Zwecke empfohlenen Methoden probiert; die folgenden fünf Fixierungsflüssigkeiten haben mir jedoch die am meisten befriedigenden Ergebnisse gegeben:

1. Das Kaliumbichromat-Osmiumgemisch von Altmann, Modifikation von Metzner (1910).

2. Die Chrom-Osmiummischung von Flemming-Benda (Flemmings Gemisch, mit 3 Tropfen Essigsäure zu 19 cm³ Flüssigkeit oder ganz ohne Essigsäure).

3. Das Kaliumbichromat-Chrom-Osmiumgemisch von Champy (1901). Diese Mischung besteht aus 7 Teilen einer 1%igen Chromsäurelösung, 7 Teilen einer 3%igen Kaliumbichromatlösung und 4 Teilen einer 2%igen Osmiumsäurelösung. In dieser Flüssigkeit bleiben die möglichst kleinen Stücke 24 Stunden (oder länger) und werden dann nach Abspülung mit Wasser nach der Vorschrift von Benda (1903) weiterbehandelt.

Lässt man die kleinen Hautstücke 5 bis 7 Tage in den beiden letzt-erwähnten Fixierungsflüssigkeiten liegen, so ist jedoch jede „Postchromierung“ überflüssig.

4 und 5. Die Kaliumbichromat-Formalinalgemische von Kopsch (1896) und Regaud und Mawas (1909), welche eine sehr ähnliche Zusammensetzung haben. Das Gemisch von Kopsch enthält 80 Teile einer 3,5%igen Kaliumbichromatlösung und 20 Teile des käuflichen Formalins, während Regaud und Mawas eine 3%ige Kaliumbichromatlösung in derselben Menge anwendet. In diesen Gemischen lässt man die Stücke 24 Stunden (Kopsch) bis 3 Tage (Regaud) liegen und überträgt sie dann zum Chromieren auf 4 bis 10 Tage in die Kaliumbichromatlösung ohne Formalin. Nach Auswaschen in fließendem Wasser wird eingebettet. Zu bestimmtem Zwecke habe ich mit gutem Erfolg zu diesen vorzüglichen Fixierungsflüssigkeiten etwas Osmiumsäure hinzugefügt, und zwar zu 10 Teilen der Kaliumbichromat-Formalinlösung 2 Teile einer 2%igen Osmiumsäurelösung.

Die immer in Serien geschnittenen (2 bis 5 μ dicken) Schnitte wurden entweder mit dem Hämatoxylin von Heidenhain, der Säurefuchsinlösung von Altmann oder nach Benda durch Eisenalizarin und Kristallviolett (modifizierte Färbungsmethode, veröffentlicht bei Meves und Duesberg, 1908) gefärbt. Nach der Säurefuchsinfärbung benutzte ich früher die alte Pikrinsäuredifferenzierung von Altmann, in den beiden letzten Jahren aber fast

ausschliesslich die Thionin- Aurantiadifferenzierung von Kull (1913), die bei meinem Material ganz vorzügliche Dienste geleistet hat. Die Präparate, die man, wenn Fixierung, Einbettung und Färbung gelungen sind, nach diesem Verfahren erhält, zeichnen sich durch eine einfach wunderbare Klarheit und einen äusserst wertvollen Kontrastreichtum aus. Es lässt sich aber nicht leugnen, dass die sichere Handhabung der Methode einige Übung erfordert. Die Methode hat wie die ältere Altmannsche leider den Nachteil, dass die Präparate nicht unbegrenzte Zeit haltbar sind. Unverändert haben sich meine Präparate jedoch ungefähr zwei Jahre erhalten.

Vor der Färbung mit Hämatoxylin und Säurefuchsin wurden die Schnitte gewöhnlich nach Rubaschkin (1910) mit Kaliumpermanganat und Oxalsäure gebeizt.

Für das Studium der verschiedenartigen Sekretgranula sind mir neben den auf oben erwähnte Weise gefärbten Schnittpräparaten auch vitalgefärbte Präparate nützlich gewesen. Von den von Fischel (1901) bei Amphibienlarven mit so grossem Erfolg benutzten Farbstoffen habe ich mit vorzüglichem Resultat das Neutralrot angewendet. Die Tiere leben ebensogut in Wasser, dem etwas Farbstoff zugesetzt ist, wie in reinem Seewasser und nehmen nach einigen Stunden eine prachtvolle rote Hautfarbe an. Auch das Bismarckbraun wurde mit Erfolg benutzt.

Bei dem Studium der Gefäss- und Nervenversorgung der Haut wurden die gewöhnlichen Injektions- und Imprägnationsmethoden, beim Suchen nach elastischen Fasern die verschiedenen Elastinfärbungen und Dissoziationsmethoden in Anwendung gebracht.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 3.

- Benda, C., 1903: Die Mitochondria. *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd. 12, 1902.
- Champy, Chr., 1911: Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion. *Arch. d'anat. micr.*, T. 13.
- Fischel, A., 1901: Untersuchungen über vitale Färbung. *Anat. Hefte*, Bd. 16.
- Kopsch, Fr., 1896: Erfahrungen über die Verwendung des Formaldehyds bei der Chromsilberimprägnation. *Anat. Anz.*, Bd. 11.
- Kull, H., 1913: Eine Modifikation der Altmannschen Methode zum Färben der Chondriosomen. *Anat. Anz.*, Bd. 45.
- Metzner, R., 1910: Altmannsche Granulamethoden. *Enzyklopädie d. Mikr. Technik*. Berlin und Wien.
- Meves, Fr. u. Duesberg, J., 1908: Die Spermatozytenteilungen bei der Hornisse. *Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd. 71.
- Regaud, Cl. et Mawas, J., 1909: Sur la structure du protoplasma (Ergastoplasme, Mitochondries, Grains de ségrégation) dans les cellules sérozymogènes des acini et dans les cellules des canaux excréteurs de quelque glandes salivaires de Mammifères. *Compt. rend. Assoc. Anat. Nancy*.
- Rubaschkin, W., 1910: Chondriosomen und Differenzierungsprozesse bei Säugetierembryonen. *Anat. Hefte*, Bd. 41.

Kapitel 4.

Die Epidermis.

Wie es aus unserer kurzen einleitenden Übersicht, sowie aus dem Berichte über die Ergebnisse früherer Untersuchungen hervorgeht, haben wir in der Oberhaut von *Myxine* zwei Hauptgruppen von Zellen zu unterscheiden: A. indifferente Bildungszellen und B. aus diesen hervorgegangene spezifisch differenzierte Drüsenzellen. Von letzteren sind wieder drei verschiedene Arten zu unterscheiden: 1. grosse birnförmige Zellen mit fädigem und körnigem Inhalt, die sogen. Fadenzellen, 2. grosse blaschenförmige Schleimzellen und 3. kleine zylindrische Schleimzellen, welche die oberflächlichen Schichten der Epidermis einnehmen. An diese verschiedenen Drüsenzellenarten schliesst sich als eine zweite Gruppe von Abkömmlingen der indifferenten Zellen: C. die Sinneszellen der Oberhaut.

Wir wollen jetzt jede dieser verschiedenen Zellenarten genauer studieren.

A. Die indifferenten Bildungszellen.

Unter dieser Bezeichnung fassen wir diejenigen Zellen zusammen, in deren Protoplasma keine Einschlüsse erkennbar sind, die auf eine spezifische Differenzierung der Zellen zu schliessen gestatten.

Bei jungen Tieren mit dünner, aus wenigen (4 bis 5) Zellenlagen aufgebaute Epidermis sind diese Zellen auf die Basalschicht beschränkt, bei älteren Tieren aber, deren Oberhaut aus 7 bis 8 Lagen bestehen kann, nehmen sie in der Regel auch einen grösseren oder geringeren Teil der nach oben nächstfolgenden Schicht ein. Wie von früheren Untersuchern hervorgehoben, haben sie eine unregelmässige Gestalt. Die Basalzellen sind kubisch, zylindrisch oder keulenförmig und zeigen die Oberfläche des Coriums etwas verbreiterte Fussstücke, während die Zellen der nächstfolgenden Lage meistens unregelmässige Spindelform haben. Ihre Gestalt kann jedoch von der Nachbarschaft grosser Schleim- oder Fadenzellen auf mannigfachste Weise beeinflusst werden. An Querschnitten sind die Zellen vieleckig (Fig. 7). Sie haben einen verhältnismässig grossen sphärischen oder ovoiden Kern, der in zylindrischen und spindelförmigen Zellen die mittlere Partie der Zelle fast ganz ausfüllt (Fig. 4).

Wie Studnička (1909) zuerst eingehend beschrieb, zeigt ihr Protoplasma eine ausserst auffallende, scharfe Sonderung in zwei Schichten. Die Grenze zwischen den beiden Plasmazonen wird durch eine von Studnička treffend als „kapselähnlich“ bezeichnete Bildung markiert, die stark lichtbrechend ist und sich mit den meisten Farbstoffen intensiv färbt. Diese Kapsel ist besonders im basalen Teil der Zelle dick und hervortretend, während sie sich oberhalb des Kerns gewöhnlich weniger scharf von der Aussenzone des Plasmas abhebt. Ein sehr eigenartiges Bild zeigt die Kapsel in keulenförmigen Zellen, die mit einem schlanken Fußstück dem Corium aufsitzen. Hier setzt sie sich ein kürzeres oder längeres Stück tütenförmig in den Fuss fort und kann sogar in einigen Zellen bis zur Basis der Zelle als ein feines nach unten geschlossenes Röhrchen oder als solider Strang hinabdringen (Fig. 5).

Das Ektoplasma der Basalzellen zeigt eine ähnliche Struktur, wie sie Studnička in seiner oben erwähnten Arbeit (S. 75—77) für die entsprechenden Zellen der Epidermis von *Petromyzon* geschildert hat. Es besteht aus einer hyalinen Grundsubstanz, die zur Oberfläche der Haut meistens senkrecht oder schräg verlaufende feinste Fibrillen („Tonofibrillen“ Studničkas) enthält. Die letzteren sind im basalen Teil der Zelle, namentlich unterhalb der Kapsel am deutlichsten und lassen an der Grenze gegen das Corium oft etwas verdickte, leicht spreizende Endstücke erkennen. Nach leichter Mazeration der Zellen treten die Fibrillen sehr deutlich hervor, sind aber nach gelungener Fixation des Materials ebenso wie an frisch untersuchten Zellen meistens wenig distinkt. Im oberen Teil der Zelle treten die Fibrillen immer weniger scharf hervor. Die homogene Substanz des Ektoplasmas scheint hier eine bedeutendere Dichtigkeit zu besitzen als im basalen Zellteil. Die obere Partie des Ektoplasmas zeigt auch eine grössere Affinität zu den gewöhnlichen sauren Plasmafarbstoffen als die basale Partie. Die an der Grenze gegen das Endoplasma gelegene Kapselbildung, die eine völlig homogene Struktur aufweist, scheint einer ähnlichen, aber noch bedeutenderen Anhäufung und Verdichtung der Grundsubstanz des Ektoplasmas ihre Entstehung zu verdanken. Diese Kapsel hat offenbar die Bedeutung, dem weichen Endoplasma mit dem Kern als widerstandsfähige, schützende Hülle zu dienen.

Während die Coriumfläche der Basalzellen eben ist, springt das Ektoplasma nach oben hin oft in unregelmässige Fortsätze vor, die sich zwischen die Zellen der nächstfolgenden Lage empor-schieben oder die zugespitzten Basalteile derselben umfassen (Fig. 4) Sowohl diese oberen Fortsätze der Zellen wie ihre Seitenflächen sind mittels feiner Zellbrücken mit den Nachbarzellen verbunden. Diese treten in Präparaten, wo die Zellen etwas geschrumpft sind, besonders deutlich hervor (Fig. 6). Innerhalb der Zellbrücken laufen, wie es auch in der Epidermis vieler anderer Wirbeltiere beobachtet werden kann, feine Fibrillenbündel von einem Zellkörper in einen anderen über.

Das innerhalb der Kapsel gelegene Endoplasma der indifferenten Zellen, das den Kern rings umschliesst und in der Regel oberhalb und unterhalb desselben seine grösste Ausdehnung hat, zeigt nach Anwendung der gewöhnlichen Fixierungs- und Färbemittel eine fein granuläre (Fig. 4) oder netzförmige Struktur. Vor allem nach Fixierung der Haut in Zenkers Flüssigkeit oder Sublimat-Essigsäure ist die Netzstruktur des Endoplasmas sehr deutlich zu beobachten. An frisch isolierten Zellen lässt sich aber keine derartige Struktur nachweisen. Die Grundsubstanz des Endoplasmas erscheint hier vollkommen homogen; innerhalb derselben lassen sich keine anderen geformten Bestandteile nachweisen als zahlreiche ganz kleine, glänzende Körnchen und Stäbchen.

Nach geeigneter Fixierung der Hautstücke und Färbung der Schnitte mittels Heidenhains Hämatoxylin entdeckt man im oberen Teil des Endoplasmas, dicht an der Grenze gegen das Ektoplasma oder dem Kern näher gelegen, die beiden von einer hellen Zentroplasmakugel umgebenen Zentriolen (Fig. 4). Sie sind hier, wie in anderen Gewebszellen von Myxine, punktförmig und unterscheiden sich dadurch von den stäbchenförmigen Zentriolen der männlichen Geschlechtszellen dieses Tieres (vgl. Schreiner, 1905 b).

Nach Behandlung der Hautstücke mit den Gemischen von Altmann-Metzner, Flemming-Benda, Kopsch, Regaud oder Champy (vgl. Kap. 3) und Färbung der Schnitte mit Säurefuchsin nach Altmann-Kull werden zahlreiche durch das Säurefuchsin intensiv rot gefärbte Körnchen und Stäbchen innerhalb des Endoplasmas sichtbar (Fig. 6—34). Es ist leicht festzustellen, dass diese fuchsinophilen Plasmaelemente mit den innerhalb des

Endoplasmas frisch untersuchter Zellen zu beobachtenden glänzenden Körperchen identisch sind, indem die Grösse und Anordnung beider aufs genaueste übereinstimmen.

Wo die indifferenten Zellen vom Messer durch ihre Mitte längsgetroffen sind (Fig. 8a, 9), sieht man, dass die Endoplasma-körperchen oberhalb und unterhalb des Kerns, in den hier befindlichen grösseren Ausbreitungen des Endoplasmas, in grösster Anzahl vorkommen. Sie fehlen aber auch nicht in der dünnen Plasmasschicht, die den Kern sonst allseitig umschliesst.

Schon eine Untersuchung dieser Plasmaelemente bei schwacher Vergrösserung lehrt, dass sie sich keineswegs in allen Zellen auf genau dieselbe Weise verhalten. Man wird im Gegenteil sofort auf recht erhebliche Schwankungen sowohl ihrer Anzahl wie ihrer Gestalt aufmerksam. Während das Endoplasma einiger Zellen eine so bedeutende Anzahl fuchsinophiler Elemente enthält, dass es ganz unmöglich ist, ihre Anzahl auch annähernd zu bestimmen und es wegen ihrer dichten Gruppierung auch sehr schwer ist, ihre Anordnung genau festzustellen, kann die Anzahl der entsprechenden Elemente in Nachbarzellen, und namentlich in jungen Zellen, recht spärlich sein. Und während innerhalb des Endoplasmas einiger Zellen nur oder fast nur fuchsinophile Körnchen vorkommen (Fig. 9), sind in anderen Zellen fast nur gerade oder leicht gebogene, homogene Stäbchen und Fäden nachzuweisen (Fig. 8), und wieder in anderen Körnchen und Stäbchen in wechselnder Anzahl nebeneinander (Fig. 10—12). Was ferner das Verhalten der fuchsinophilen Körnchen innerhalb der einzelnen Zellen betrifft, so fallen bei etwas genauerer Betrachtung derselben bald recht bemerkenswerte Unterschiede sowohl ihrer Grösse wie ihrer Anordnung in die Augen. Während einige Körnchen, die meistens etwas grösser als die übrigen sind, einzeln liegen, sind andere je zwei miteinander zu kleinen hantelförmigen Gebilden vereinigt, andere sind wieder zu dreien oder noch mehr zu kleinen Ketten verbunden.

Die Grösse, Gestalt, Anordnung und Färbbarkeit dieser geformten Bestandteile des Endoplasmas der indifferenten Zellen von *Myxine* lassen enge Beziehungen zu den im Protoplasma der verschiedenartigsten tierischen und pflanzlichen Zellen in den letzten Jahren aufgefundenen Altmannschen Körnchen und vegetativen Fäden, denen, wie wir im Kap. 1 sahen, von neueren Untersuchern verschiedene neue Namen wie „Mitochondrien“, „Plastosomen“ u. a.

gegeben wurden, deutlich erkennen. So weitgehend ist diese Übereinstimmung, dass sie uns dazu berechtigt, auch die betreffenden Gebilde der Epidermiszellen von Myxine zu den Altmannschen Plasmaelementen hinzuzurechnen. Nach ihrer charakteristischen Affinität zu dem Säurefuchsin wollen wir sie hier vorläufig mit einer nichts präsumierenden Bezeichnung als fuchsinophile (f. e) Plasmaelemente (bzw. Körnchen und Fäden) benennen.

Wenn wir nun dem Plan unserer Arbeit gemäss das Verhalten dieser Plasmaelemente einer genaueren Untersuchung unterwerfen wollen, um ihre Vermehrung, funktionelle Bedeutung und ihre möglichen Umbildungen näher aufzuklären, so bleibt es unsere erste Aufgabe, uns darüber Klarheit zu verschaffen, inwieweit die Körnchen und Fäden, die beiden Formen, unter welchen wir die fuchsinophilen Plasmaelemente innerhalb der indifferenten Zellen auftreten sahen, voneinander unabhängige morphologische Gebilde darstellen, oder ob sich genetische Beziehungen derselben zueinander nachweisen lassen.

Die genauere Betrachtung der Formverhältnisse der Plasmaelemente der indifferenten Zellen lehrt uns bald, dass solche Beziehungen zwischen den fuchsinophilen Körnchen und Fäden sicher bestehen. In vielen Zellen, wo Körnchen und Fäden nebeneinander vorkommen, lässt sich nämlich eine ununterbrochene Reihe von Übergängen zwischen den in Reihen gelegenen oder zu kleinen Ketten verbundenen sphärischen Körnchen und den homogenen Fäden oder kurzen Stäbchen nachweisen (Fig. 10—12). In dieser Hinsicht besonders erläuternd sind die Fäden, welche zwei, drei oder mehrere kleine Anschwellungen aufweisen (Fig. 12), deren Vorhandensein deutlich dafür spricht, dass der betreffende Faden entweder durch Vereinigung einer der Zahl der Anschwellungen entsprechenden Anzahl von Körnchen hervorgegangen ist oder im Begriff steht, in Körnchen zu zerfallen.

Um diese letztere Frage, inwieweit die Körnchen oder die Fäden und Stäbchen die ursprüngliche Form der fuchsinophilen Plasmaelemente darstellen, mit Sicherheit beantworten zu können, genügt eine Untersuchung einzelner Zellen kaum allein, wir müssen den ganzen Lebenszyklus der indifferenten Bildungszellen der Epidermis zu verfolgen versuchen.

Zu diesem Zwecke nehmen wir am besten von der Betrachtung der Teilungsvorgänge dieser Zellen unseren Ausgangspunkt.

Wie schon von früheren Untersuchern nachgewiesen (vgl. Kap. 2) kommen auch bei *Myxine* in den tieferen Zellagen der Epidermis recht zahlreiche Zellteilungen vor, und zwar ist die Vermehrung, wie wir weiter unten sehen werden, nicht nur auf die indifferenten Zellen beschränkt. Die Teilung der Epidermiszellen verläuft nun im wesentlichen unter ähnlichen Bildern wie die der Spermatogonien, und die Chromosomen verhalten sich bei beiden Zellenarten in den verschiedenen Teilungsphasen auf genau dieselbe Weise. Was diesen Punkt betrifft, kann ich mich auf einen Hinweis auf meine früheren, zusammen mit A. Schreiner (1905a) ausgeführten Untersuchungen über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine* beschränken. Nur will ich hervorheben, dass es mir in den Teilungsfiguren der Epidermiszellen, sowohl aus der Prophase (Fig. 26 a—a'), wie aus der Metaphase, mehrmals gelungen ist, das grosse Chromosomenpaar der Spermatogonien wiederzufinden.

Während der frühen Prophase nimmt der Kern der indifferenten Zellen an Grösse zu, und ihre Form wird mehr sphärisch, auch der Zelleib rundet sich ab. Das Ektoplasma wird heller, dabei tritt die Kapsel an der Grenze der beiden Plasmaschichten noch mehr hervor. Innerhalb der Kapsel, zwischen ihr und der Kernmembran, breiten sich die f. en Elemente als eine jetzt einigermaßen gleichmässig dichte Schicht aus. Die Anzahl der f. en Körnchen nimmt während dieser Zeit beträchtlich zu, während die f. en Fäden aber immer seltener werden. Es lässt sich bei einer genaueren Untersuchung ohne Schwierigkeit feststellen, dass diese Vermehrung der Körnchen während der Prophase auf einer Segmentierung der homogenen Fäden beruht.

Diese Segmentierung der Fäden verläuft offenbar nicht mit derselben Schnelligkeit in allen Zellen, ist aber zu der Zeit, wo nach Auflösung der Kernmembran die Einstellung der längsgeteilten Chromosomen in die Äquatorialebene ihren Beginn nimmt, in der Regel beendet (Fig. 15). Wie die Fig. 14 lehrt, werden aber auch zu dieser Zeit in einigen Zellen homogene Stäbchen angetroffen. In späteren Teilungsphasen kommen sie jedoch nur ganz selten und immer in sparsamer Anzahl vor.

Die Anzahl von Körnchen, die aus einem Faden hervorgeht, scheint in den meisten Fällen zwei bis drei zu sein, denn vor der Segmentierung findet man häufig hantelförmige Stäbchen und solche,

die drei Anschwellungen aufweisen, nach der Segmentierung aber, dass die Körnchen sehr oft zu zwei oder drei beisammen liegen und durch ganz feine, ungefärbte oder nur schwach gefärbte Substanzbrücken untereinander verbunden sind. Die Körnchen sind nicht alle gleich gross. Viele von ihnen haben einen Durchmesser, der die Dicke der f. en Fäden ruhender Zellen beträchtlich übertrifft, eine Tatsache, die offenbar darin ihre Erklärung findet, dass die Fädchen sich vor ihrer Segmentierung in verschiedenem Grade kontrahieren können.

Was die Verteilung der f. en Elemente innerhalb des Endoplasmas der sich teilenden Zellen betrifft, so kann dieselbe zwar von Zelle zu Zelle etwas wechseln, bleibt aber in ihren Hauptzügen ziemlich konstant. Während der Einstellung der Chromosomen in die Äquatorialebene werden die f. en Elemente, die, wie oben erwähnt, früher einigermaßen gleichmässig verteilt waren, um die beiden Pole zusammengeschoben, so dass die äquatoriale Zone des Endoplasmas körnchenarm, in einigen Fällen sogar vollkommen körnchenfrei wird. Diese polare Anordnung behalten die f. en Elemente aber nur kurze Zeit. Schon während der Metaphase und zu dem Beginn der Anaphase (Fig. 16) bemerkt man, dass die Körnchen in der äquatorialen Zone der Zelle in steigender Anzahl auftreten, während sie an den beiden Polen jetzt nicht mehr so dicht angehäuft sind. Nach der Trennung der Tochterplatten (Fig. 16) wird endlich die Mehrzahl der Körnchen zwischen diesen angesammelt. Bei der jetzt folgenden Durchschnürung des Protoplasmas wird die f. e Substanz ziemlich gleichmässig auf die beiden Tochterzellen verteilt (Fig. 17—19).

In den jungen indifferenten Zellen werden die f. en Körnchen ihrer Anordnung während der letzten Phase der Zellteilung entsprechend, anfangs innerhalb derjenigen Partie des Protoplasmas, die der früheren Teilungsebene zugekehrt ist, in grösster Anzahl vorgefunden. Nach der Bildung der neuen Kernvakuole breiten sie sich aber mehr gleichmässig über diese aus, um sich dann allmählich an den beiden zugespitzten Polen des Kerns innerhalb des Endoplasmas in grösster Zahl anzusammeln.

Während der Rekonstitution des Kerns wird eine wichtige Veränderung im Verhalten der f. en Elemente der jungen Zellen bemerkbar: zwischen den Körnchen treten homogene Fäden auf (Fig. 22—24). Wie eine genauere Untersuchung lehrt, sind diese

Fäden aus Körnchen, die sich je zwei, drei oder noch mehrere aneinandergelagert haben und miteinander verschmolzen sind, hervorgegangen. Neben den homogenen Fäden und den Einzelkörnchen werden nämlich, ganz wie es auch bei der Vorbereitung der Zellen zur Teilung der Fall war, Doppelkörner, kurze hantelförmige Stäbchen, Körnerketten und alle Übergänge von solchen zu homogenen Fäden angetroffen (Fig. 19—24). Daneben werden auch ovoide oder kommaförmige Körperchen beobachtet, die Übergänge zwischen grösseren Einzelkörnchen und Stäbchen darstellen.

Die oben geschilderten Gestaltveränderungen der f. en Elemente während der Teilung der Bildungszellen — Zerfall der Fäden in Körnchen vor der Teilung und Neubildung von Fäden aus Körnchen nach beendigter Zellteilung — lassen sich mit ganz besonderer Deutlichkeit an solchen Präparaten (vgl. w. u.) verfolgen, wo wir im Endoplasma der ruhenden Bildungszellen der Epidermis nur oder fast nur f. e Fäden vorfinden (vgl. die beiden in der Fig. 8 abgebildeten Zellen, die aus demselben Hautstück wie die in den Fig. 14—20 wiedergegebenen Teilungsstadien stammen). Die genauere Untersuchung der indifferenten Zellen eines solchen Materials lehrt uns auch, dass die Segmentierung der homogenen f. en Fäden vor der Zellteilung in den Epidermiszellen von *Myxine* eine vollkommen konstante Erscheinung ist, und dass unsegmentierte Fäden nie oder nur ganz ausnahmsweise in der Zeit nach der Auflösung der Kernmembran in der Prophase und vor der Durchschnürung des Zelleibes in der Telophase auftreten.

Die Kenntnis von diesen eigentümlichen Formveränderungen der f. en Plasmaelemente, die mit den Veränderungen der übrigen Zellteile während der Mitose synchron verlaufen, ist zwar imstande, uns viele der Formunterschiede zu erklären, welche die Plasmaelemente in verschiedenen Zellen darbieten können, und auf die schon oben (S. 132) bei der allgemeinen Charakteristik der f. en Plasmaelemente aufmerksam gemacht wurde. Bei der Untersuchung eines grossen, auf verschiedene Weise behandelten Materials wird man indessen häufig auch auf Plasmaelemente stossen, deren Form sich mit den eben geschilderten gesetzmässigen, zyklischen Veränderungen dieser Elemente vor und nach der Zellteilung nicht gut in Einklang bringen lässt, ja manchmal sogar zu dem, was hierüber angeführt wurde, in direktem Widerspruch zu stehen scheint. Es gilt dies vor allem von dem recht häufig zu be-

obachtenden Vorkommen einer wechselnden Anzahl granulärer Plasmaelemente auch bei Zellen, die sich scheinbar in „Ruhe“ befinden.

Bei der Beurteilung solcher abweichenden Bilder der Plasmaelemente wird man sich natürlich zuerst Klarheit darüber zu schaffen haben, inwieweit dieselben wirklich auch als treue Wiedergabe der Form der Plasmaelemente während des Lebens gelten dürfen, oder ob es vielleicht auch eine Möglichkeit wäre, dass sie durch postmortale Veränderungen der Zellen mehr oder weniger beeinflusst sein könnten, z. B. mit der Anwendung bestimmter Fixierungsflüssigkeiten irgend einen Zusammenhang aufweisen.

An eine solche Möglichkeit zu denken liegt um so näher, weil wir ja aus zahlreichen früheren Untersuchungen wissen, dass die Plasmaelemente sehr vergängliche Strukturen sind, die durch schädigende Einwirkungen verschiedener Art in ihrer Form leicht verändert, ja vollkommen zerstört werden können. So haben z. B. mehrere Forscher die Erfahrung gemacht, dass fadenförmige Plasmaelemente bei fehlerhafter Fixation der Gewebe, oder wenn die betreffenden Organteile nicht unmittelbar nach dem Tode des Tieres fixiert wurden, in Körnchen zerfallen. Von ganz besonderem Interesse sind hier die schönen Untersuchungen von M. und W. Lewis (1915) über Plasmastrukturen lebender Zellen von Gewebekulturen. Diese Forscher konnten unter dem Mikroskop direkt beobachten, wie die fadenförmigen Plasmaelemente lebender Zellen bei der Einwirkung von Essigsäure- und Kohlensäuredämpfen in Körnchen zerfielen (S. 363).

Wenn wir selbst in unserem nach Altmann-Metzner fixierten Material ausschliesslich körnchenförmige Plasmaelemente in den Bildungszellen vorfinden, auch bei denen, die sich, nach dem Bau ihrer Kerne zu urteilen, in Ruhe zu befinden scheinen, während die ganz überwiegende Zahl der Plasmaelemente dieser Zellen nach Flemming-Benda-Behandlung ausserhalb der Teilungsperiode Fadenform aufweisen, so müssen wir diesen Unterschied sehr wahrscheinlich auf eine im ersteren Falle wegen zu langsamen Eindringens der Fixierungsflüssigkeit verursachte Degeneration der Plasmafäden zurückführen. Auch nach Fixierung der Hautstücke in den Kalibichromat-Formalinalgemischen, mit oder ohne Zusatz von Osmiumsäure, habe ich regelmässig eine grössere Zahl körnchenförmiger Plasmaelemente in den Zellen der tieferen

Epidermisschichten, als nach Anwendung der Flemmingschen Flüssigkeit in der von Benda empfohlenen Form gefunden.¹⁾ Wenn wir deswegen nach Kalibichromat-Formalinbehandlung der Haut in den ruhenden Bildungszellen zahlreiche Übergänge zwischen kleinen Körnerketten und homogenen Fäden finden (Fig. 9—11), so dürfen wir aus diesem Befunde nicht ohne weiteres schliessen, dass während des Lebens in diesen Zellen eine Bildung von Fäden aus Körnchen oder umgekehrt eine Segmentierung von Fäden stattgefunden habe, obwohl eine solche Schlussfolgerung mit den Beobachtungen von M. und W. Lewis über vitale Formveränderungen der Plasmaelemente wohl übereinstimmen könnte; wir müssen auch mit der leider ebenso naheliegenden Möglichkeit rechnen, dass die Körnerketten einer durch mangelhafte Fixierung bewirkten beginnenden Degeneration homogener Fäden ihre Bildung verdanken können.

Selbst wenn wir nun aber bei unseren Untersuchungen der Plasmaelemente der tieferen Zellenlagen der Epidermis auf mögliche postmortale Veränderungen derselben volle Rücksicht nehmen, so werden wir doch finden, dass diese Elemente in manchen Zellen Formverhältnisse aufweisen, die weder auf solchen Veränderungen des Plasmas beruhen, noch mit den die Mitose begleitenden Veränderungen derselben im Zusammenhang stehen können.

Wenn wir z. B. auch nach Flemming-Bendabehandlung der Haut junger Tiere, die wegen ihrer geringeren Dicke ein besonders günstiges Untersuchungsmaterial darbieten, in den tieferen Epidermislagen zwischen Zellen, die nur homogene Plasmafäden enthalten, sehr oft auch auf solche stossen die in ihrem Endoplasma neben Fäden auch eine wechselnde Anzahl von Einzelkörnchen verschiedener Grösse oder von Doppelkörnern und kürzeren Stäbchen enthalten, so liegt kein Grund vor diese letzteren Bildungen ohne weiteres als Kunstprodukte auszusondern, im Gegenteil, wir haben allen Anlass, die Frage ob diese Körnchen doch nicht auf irgend eine andere Weise als durch degenerative Segmentierung der homogenen Fäden entstanden sein könnten, einer genaueren Prüfung zuerst zu unterwerfen.

¹⁾ Auch Schaxel (1911) hat die Erfahrung gemacht, dass nach Flemming-Bendabehandlung des Materials stäbchenförmige Plasmaelemente, nach Altmannbehandlung aber körnchenförmige Elemente in den Präparaten prädominieren.

A priori stehen mehrere Möglichkeiten offen, die das Auftreten dieser Körnchen im Endoplasma der Bildungszellen ausserhalb der Teilungsperiode erklären würden. Man könnte z. B. an die nicht so fern liegende Möglichkeit denken, dass der Wiederaufbau einzelner Fäden nach der letzten Zellteilung etwas verspätet wäre, oder umgekehrt, dass einige Fäden schon sehr früh, vor dem deutlich erkennbaren Prophasestadium sich zu segmentieren angefangen hätten. Man könnte weiter auch hier an die Möglichkeit denken, worauf schon oben hingewiesen wurde, dass die Plasmaelemente der Epidermiszellen während des Lebens ihre Gestalt innerhalb gewisser Grenzen vielleicht zu ändern vermögen, die Fäden z. B. sich zu Körnern zusammenziehen und letztere sich wieder zu Stäbchen und Fäden strecken könnten.

Nach diesen sämtlichen Versuchen, das Auftreten von f. en Körnchen innerhalb scheinbar ruhender Bildungszellen zu erklären, würden, wie leicht eingesehen wird, die Körnchen von früheren, in der Zelle selbst oder in ihrer Mutterzelle vorhandenen Plasmaelementen abzuleiten sein. Es liesse sich indessen a priori auch wohl denken, dass die Körnchen in keiner genetischen Beziehung zu diesen stünden, sondern als Neubildungen aufzufassen wären.

Während wir nun von den ersteren, oben genauer erwogenen Möglichkeiten allein sagen dürfen, dass sie nach unseren jetzigen Kenntnissen der f. en Plasmaelemente der tierischen Zellen zwar denkbar sind, bei unserem Material aber durch keine direkten Beobachtungen gestützt werden, so sind wir in Betreff der letzteren Möglichkeit in der glücklichen Lage, zugunsten derselben zahlreiche sichere Beobachtungen anführen zu können.

Bei Betrachtung der indifferenten Zellen der Epidermis in Präparaten, die nach Flemming-Bendabehandlung der Haut nach den Vorschriften von Kull gefärbt worden sind, wird man gleich darauf aufmerksam, dass die Nukleolen dieser Zellen auf genau dieselbe Weise wie die Plasmaelemente Altmanns vom Säurefuchsin intensiv rot gefärbt sind. Von den übrigen Zellteilen sind nur noch die Zentriolen auf gleiche Weise gefärbt. Das Kernnetz der ruhenden Zellen ist aber nach gelungener Färbung, ähnlich wie die Chromosomen der sich teilenden Zellen vom Thionin grün, oder nach längerer Aurantiadifferenzierung grüngelb gefärbt. Auch das Ektoplasma der Zellen mit der Plasmakapsel hat einen grünen Farbenton angenommen (vgl. Fig. 8, 14—22, 27—28, 34).

Wegen dieses äusserst ausgeprägten Farbenkontrastes treten in diesen Präparaten die Nukleolen innerhalb der Kernmembran, die Plasmaelemente ausserhalb derselben sehr distinkt hervor.

Aus der übereinstimmenden Farbenreaktion der Nukleolarsubstanz und der f. en Plasmaelemente allein darf selbstverständlich auf eine Übereinstimmung dieser Bildungen in ihrer chemischen Zusammensetzung nicht ohne weiteres geschlossen werden, noch weniger darf man aus der gemeinsamen Farbenreaktion allein auf einen genetischen Zusammenhang derselben schliessen. In vielen Zellen wird man indessen ein Verhalten der Nukleolen gewahr, das auf einen solchen Zusammenhang der genannten Bildungen hinweist und zu eingehender Prüfung der Frage nach möglichen Beziehungen dieser beiden Zellteile zueinander dringend auffordert.

An der inneren Seite der Kernmembran, diese entweder direkt berührend oder von ihr ein kürzeres Stück entfernt, liegt der Nukleolus der Zelle oder ein kleinerer wie der Nukleolus gefärbter Körper. Diesem genau gegenüber, auf der äusseren Seite der Kernmembran, befindet sich im Endoplasma ein oder ein Paar Körnchen, das genau auf dieselbe Weise wie der Nukleolus gefärbt ist, sich in seinem färberischen Verhalten auch nicht von den übrigen f. en Plasmaelementen unterscheidet, sehr oft aber durch sein etwas gröberes Kaliber von diesen abhebt. Besonders wenn diese Körnchen in einem Teil des Endoplasmas liegen, der sonst keine f. en Plasmakörnchen enthält, tritt ihre auffallende Lagebeziehung zu dem Nukleolus sehr deutlich hervor.

Solche Bilder begegnen einem in den Präparaten zu häufig, als dass hier von zufälligen Gruppierungen der extra- und intranukleären fuchsinophilen Körper die Rede sein könnte. Die Frage bleibt nur, auf welche Weise die Bilder zu erklären sind.

Um diese Frage beantworten zu können, habe ich an einer Reihe besonders geglückter Präparate sämtliche Zellen, deren Nukleolen zu f. en Plasmakörnchen solche Lagebeziehungen aufwiesen, einer eingehenden methodischen Untersuchung unterworfen. Spezielle Aufmerksamkeit wurde dabei auf das Verhalten desjenigen Teils der Kernmembran, der den Nukleolus von den betreffenden Plasmakörnchen trennte, gerichtet. Diese Untersuchung hat als Resultat ergeben, dass das häufige Auftreten von f. en Plasmakörnchen in der unmittelbaren Nähe innerhalb der

Kernmembran gelegener Nukleolen darin seinen Grund hat, dass diese Körnchen von der Nukleolarsubstanz herkommen.

Wir wollen die Tatsachen, die diesem Schluss zugrunde liegen, etwas genauer betrachten.

Bei eingehender Untersuchung des Verhaltens der Nukleolen der indifferenten Epidermiszellen zu den ihnen gegenüber im Plasma gelegenen f. en Körnchen wird man in einer grossen Anzahl Fälle die wichtige Beobachtung machen können, dass zwischen dem Nukleolus und den Plasmakörnchen organische Verbindungen bestehen, indem feine, schwächer sowohl als der Nukleolus wie die Plasmakörnchen gefärbte Substanzfäden zwischen ihnen verlaufend nachgewiesen werden können.

In Textfig. C ist eine Gruppe von vier indifferenten Zellen wiedergegeben, von denen nicht weniger als drei solche Verbindungen zwischen dem Nukleolus und den ausserhalb der Kernmembran gelegenen Plasmakörnchen deutlich beobachten lassen.

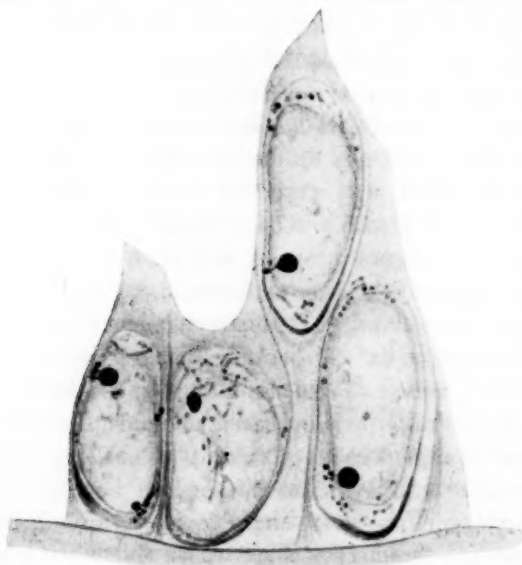


Fig. C.

Vier indifferente Epidermiszellen. Fixierung der Haut mit der Flüssigkeit von Flemming-Benda, Färbung mit Säurefuchsin-Thionin-Aurantia nach Kull. Apochr. 1,5 mm und Komp.-Ok. 8.

Obwohl das in dieser Figur wiedergegebene Bild in seiner Art einzig ist, insoweit es ja ein sehr glücklicher Zufall ist, dass die feinen Verbindungsfäden zwischen den Nukleolen und den Plasmakörnchen in drei Nachbarzellen in die Schnittebene gefallen sind, so lassen sich doch ganz ähnliche Einzelbilder in den Präparaten ohne Schwierigkeit in erheblicher Anzahl auffinden (vgl. Fig. D 1—3 und Fig. 27—28). Manchmal geht vom Nukleolus nur ein feiner Faden gegen die Kernmembran aus und setzt sich durch dieselbe in ein im Plasma gelegenes Körnchen fort, andere Male sind es aber zwei, drei oder noch mehr (vgl. Fig. 28) solcher Fäden, die vom Nukleolus gegen die Kernmembran in verschiedenen Ebenen ausstrahlen, um gleichviele Körnchen mit dem Nukleolus in Verbindung zu setzen. Wenn in einer Zelle mehrere f. e. Plasmakörnchen dem Nukleolus gegenüber der Kernmembran anliegen, kann es jedoch häufig vorkommen, dass nur eines oder ein Paar von ihnen mit dem Nukleolus Verbindung aufweist (Fig. D 2, linke Zelle der Fig. C). Dort, wo die feinen Fäden mit dem Kernkörperchen zusammenhängen, springt die Oberfläche desselben oft in kleine Fortsätze vor (vgl. Fig. D 2), die sich ohne jede scharfe Grenze in die dem Kernkörperchen am nächsten liegenden Teile der Fäden fortsetzen. Die Kernmembran zeigt an den Stellen, wo diese dünnen Fäden sie durchsetzen, niemals Unterbrechungen. Es mag aber möglich sein, dass sie hier etwas dünner als in ihren übrigen Partien ist.

Die Plasmakörnchen, die auf die oben geschilderte Weise mittels feiner, die Kernmem-



Fig. D.

1 Indifferente Epidermiszelle,
2—4 drei Kerne solcher Zellen.
Fixierung der Haut mit der Flüssigkeit von Flemming-Benda.
Färbung mit Heidenhains Hämatoxylin (1), mit Säurefuchsin-Thionin-Aurantia (2—4). Vergr. wie Fig. C

bran durchsetzender Fäden mit den Nukleolen im Zusammenhang stehen, haben eine recht verschiedene Grösse. Während viele von ihnen eine Grösse aufweisen, die sich von jener der übrigen f. en Plasmakörnchen der Zelle kaum unterscheidet, begegnet man andererseits auch nicht selten Körnchen, die die letzteren an Durchmesser um das Mehrfache übertreffen (Fig. D, 3).

Das häufige Vorkommen eines organischen Zusammenhangs der Nukleolen der indifferenten Epidermiszellen mit ausserhalb der Kernmembran im Plasma gelegenen Körnchen, die genau dasselbe färberische Verhalten wie die Nukleolen aufweisen, lässt sich nur auf eine der beiden folgenden Weisen erklären: entweder müssen die Plasmakörnchen, die mit einem Nukleolus im Zusammenhang stehen, aus diesem hervorgegangen sein oder umgekehrt im Begriff stehen, durch die Kernmembran in den Kern hineinzufliessen, um sich mit der im Nukleolus schon vorher gesammelten f. en Substanz zu vereinigen.

Schon der Umstand, dass die feinen Verbindungsfäden zwischen den kleinen f. en Plasmakörnchen und dem Nukleolus innerhalb des Kerns oft eine recht beträchtliche Länge haben können (vgl. Fig. D, 2), und dass die Nukleolarsubstanz sich in diese Fäden nicht selten allmählich fortsetzt, scheint zugunsten der ersteren Erklärungsweise zu sprechen. Eine in dieser Hinsicht noch grössere Bedeutung wird man aber der Tatsache beimessen müssen, dass in einigen Zellen vom Nukleolus ähnliche Fäden ausgehen, die an der inneren Wand der Kernmembran endigen, ohne mit irgend einem Plasmakörnchen in Verbindung zu treten (vgl. Fig. D, 4). Solche Bilder wird man schwer auf andere Weise deuten können, als dass wir hier eine Vorbereitung für die Austossung der Nukleolarsubstanz durch die Kernmembran vor uns haben.

Die Annahme, dass es sich bei den oben beschriebenen Bildern um ein Austreten von Nukleolarsubstanz ins Plasma und nicht umgekehrt um ein Eindringen von Plasmakörnchen in den Kern handelt, wird auch durch die Verfolgung der Veränderungen, die die Nukleolen der indifferenten Epidermiszellen zwischen je zwei Zellteilungen durchlaufen, in hohem Maße gestützt. Wir wollen auch diese Veränderungen etwas genauer betrachten.

Das erste Auftreten der Nukleolen innerhalb der Kerne der indifferenten Epidermiszellen lässt sich auf ein sehr frühes Ent-

wicklungsstadium dieser Zellen zurückverfolgen. Ehe sich noch eine zusammenhängende Kernvakuole um die Tochterplatte gebildet hat, wird man innerhalb der Verbindungsfäden, die zwischen den Chromosomen bald zur Entwicklung gelangen, kleiner Körnchen gewahr, die sich nach Färbung mit Säurefuchsin-Thionin ähnlich wie die f.en Plasmaelemente intensiv rot färben und sich dadurch von den grün gefärbten Chromosomen scharf abheben, nach Eisen-hämatoxylinfärbung aber auch nach Entfärbung der Chromosomen und ihrer kurzen Verbindungsfäden als tief schwarz gefärbte kleine Körperchen sehr deutlich hervortreten.

Diese kleinen Körnchen entstehen nicht in den Zwischenräumen zwischen den Chromosomen, wo sich schon der Kernsaft anzusammeln angefangen hat, sondern innerhalb oder vielmehr an

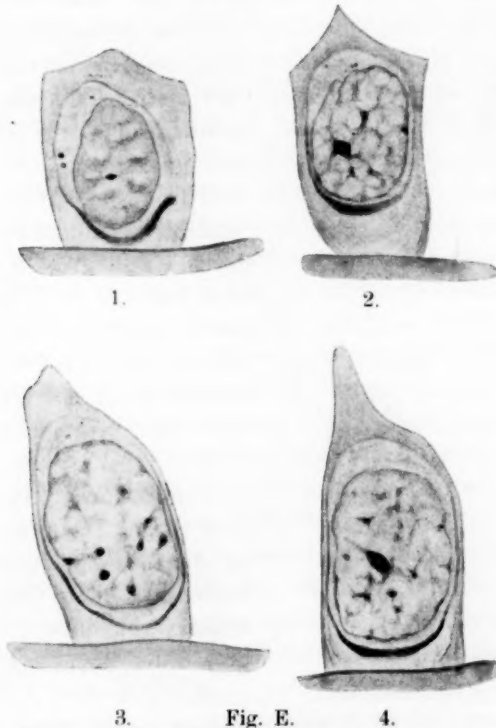


Fig. E.

Vier junge indifferente Basalzellen. Die Nukleolen schwarz. Kernnetz und Plasmaelemente entfärbt. Fixierung der Haut mit der Flüssigkeit von Flemming-Benda. Färbung mit Heidenhains Hämatoxylin. Vergrößerung wie Fig. C.

der Oberfläche der Netzbalken, welche aus den Chromosomen hervorgegangen sind. Dass dem so ist, geht unter anderem aus der Beobachtung hervor, dass sie oft eine langgestreckte Form aufweisen, welche der Verlaufsrichtung der chromatischen Balken, innerhalb derer sie gelegen sind, entspricht (Fig. E, 1). Während des Wachstums des Kerns nehmen nun diese Körperchen an Grösse allmählich zu, dabei behalten sie ihre intime Verbindung mit dem Kernnetz unverändert bei (vgl. Fig. E). Ihre Anzahl scheint in den meisten Zellen zwei oder drei zu betragen. Ihre Lage innerhalb des Kerns und ihr gegenseitiger Abstand sind recht grossem Wechsel unterworfen.

Während nun die Nukleolen der wachsenden jungen Zellen eine einfache sphärische oder ovoide Gestalt haben und neben

ihrer oben erwähnten allmählichen Größenzunahme nichts Bemerkenswertes erkennen lassen, wird man bei einigen ruhenden Zellen schon beim ersten Anblick derselben auf ein sehr auffallendes Verhalten ihrer Nukleolen aufmerksam. Dicht neben einem grossen Nukleolus wird hier oft ein kleinerer, wie dieser gefärbter Körper gefunden, der sich bei genauerer Untersuchung mit dem Nukleolus durch eine schwächer gefärbte, aber ganz deutliche Substanzbrücke verbunden erweist (Fig. F 1). In einigen Fällen ist der Grössenunterschied der beiden auf diese Weise miteinander verbundenen Gebilde sehr gross; der kleinere Körper präsentiert sich dann als eine kleine Knospe des grösseren Nukleolus. In anderen Fällen aber stehen die beiden Körper einander näher an Grösse; einige Nukle-



Fig. F.

1, Indifferente Epidermiszelle;
2-4, drei Kerne solcher Zellen.
Fixierung der Haut mit der Flüssigkeit von Flemming-Benda.
Färbung mit Heidenhains Hämatoxylin. Vergrößerung wie Fig. C.

olen können sogar Hantelform aufweisen (vgl. Fig. F 3). Je nach der wechselnden Grösse der „Knospe“ ist auch die Dicke des Fadens, welche dieselbe mit dem Hauptnukleolus verbindet, eine verschiedene.

Die nukleolenähnlichen Körper, welche auf diese Weise miteinander verbunden sind, liegen auch meistens dicht beisammen: die Fäden, die sie verbinden, sind dementsprechend gewöhnlich ganz kurz. Es kommt aber auch vor, dass ein kleinerer Körper, der in recht grossem Abstand von einem Nukleolus gelegen ist, mit ihm auf ähnliche Weise verbunden ist (Fig. F, 4). Diese kleineren Körper werden bei stärkerer Differenzierung der Schnitte immer rascher als der Nukleolus selbst entfärbt.

Wie sind nun diese Bilder aufzufassen? Sind die mit den Nukleolen verbundenen und wie diese gefärbten Körper als im Kernnetze, vor allem in den Netzknoten, gebildeten Nebennukleolen zu deuten, die mit den früher gebildeten Nukleolen zusammenzufließen im Begriff stehen? Oder sind die kleinen Körper als von den Nukleolen ausgetretene Tröpfchen von Nukleolarsubstanz aufzufassen? Was die erstere Möglichkeit betrifft, muss hervorgehoben werden, dass man in jungen Kernen, deren Nukleolen sicher im Wachstum begriffen sind, und wo man demnach, wenn die Grössenzunahme der Nukleolen durch das Zusammenfliessen einer im Kernnetze fertig gebildeten Substanz bewirkt würde, am ehesten ähnliche Bilder anzutreffen erwarten sollte, in der Tat solchen niemals begegnet. Wie das Wachstum der Nukleolen in diesen Zellen stattfindet, ist mir überhaupt nicht festzustellen gelungen. Dagegen scheint mir das Vorkommen deutlicher, durch ihre leicht rötliche Färbung und ihren geradlinigen Verlauf sich von den übrigen Fäden des Kernnetzes hervorhebender Verbindungsfäden zwischen dem Nukleolus und von ihm so weit entfernten kleinen Körpern, wie dem in Fig. F, 4 sichtbaren, stark dafür zu sprechen, dass sich die letzteren vom Nukleolus abgespalten haben. Diese Annahme steht auch mit der ganzen Reihe von Bildern, die man von den Nukleolen der indifferenten Zellen antrifft, in bestem Einklang.

Die Nukleolen, welche die oben geschilderten Teilungsvorgänge aufweisen, können entweder im Innern des Kerns oder näher seiner Oberfläche ihre Lage haben. Nach der Teilung oder während derselben scheint jedoch in allen Fällen eine Wanderung

der Nukleolen gegen die Oberfläche des Kerns stattzufinden. Das Austreten der Nukleolarsubstanz ins Plasma schliesst sich nun offenbar der Teilung der Nukleolen unmittelbar an, in einigen Zellen lässt sich nämlich gleichzeitig sowohl eine Teilung der Nukleolen wie ein Austreten von Nukleolarsubstanz beobachten.

Wenn wir die eben geschilderten Bilder der Teilung der Nukleolen mit den früher vom Austreten der Nukleolarsubstanz ins Plasma gegebenen zusammenhalten, so wird uns gleich die grosse Übereinstimmung derselben auffällig sein müssen. So weitgehend ist in vielen Fällen diese Übereinstimmung (vgl. z. B. die Figuren F 1, 3 und D 1, 3), dass wir mit vollem Recht sagen dürfen, dass der Unterschied zwischen ihnen eigentlich nur darin bestehe, dass während im ersteren Falle die Teilung des Nukleols ganz und gar innerhalb der Kernmembran verläuft, so treten im letzteren Falle ein oder mehrere Teilstücke durch die Kernmembran ins Plasma hinaus.

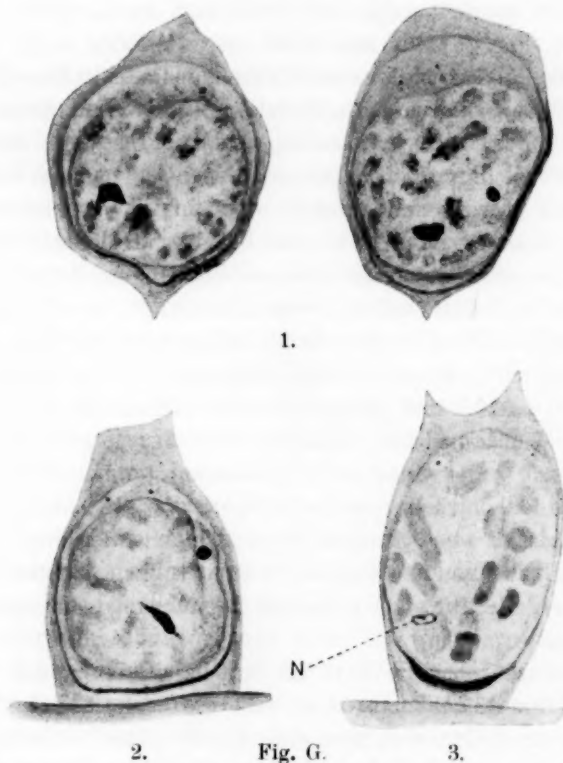
Diese grosse Übereinstimmung lässt sich allein durch die Annahme erklären, dass sich in beiden Fällen dieselben physikalischen Vorgänge innerhalb der Nukleolen abspielen.

Es wurde oben (S. 137) erwähnt, dass ausser den Nukleolen auch kleinere, wie diese gefärbte Körper an der inneren Seite der Kernmembran an Stellen gefunden wurden, wo auf der äusseren Seite der Membran kleine f. e. Körnchen gelegen waren. Zwischen solchen Körpern und den ihnen gegenüberliegenden Plasmakörnchen werden nun manchmal ganz ähnliche Verbindungen wie zwischen den Nukleolen und den ihnen benachbarten Plasmagranula beobachtet. Es liegt nach dem über die Teilung der Nukleolen oben Angeführten nahe, anzunehmen, dass die erwähnten, wie die Nukleolen gefärbten Körper abgespaltene Nukleolarteile sind. Ob dies immer der Fall ist, wage ich jedoch nicht zu behaupten. Die Möglichkeit scheint mir nicht ausgeschlossen, dass sie vielleicht auch Netzknoten sein können, die, wie ihre Färbung schliessen lässt, Nukleolarsubstanz enthalten, welche ohne die Vermittlung differenzierter Nukleolen ins Plasma übertritt.

Das oben geschilderte Austreten von Nukleolarsubstanz ins Plasma wird nur in Zellen beobachtet, deren Kerne sich im Netzstadium befinden. Wenn sich in den Zellen die bevorstehende Teilung durch eine beginnende Kondensation des Chromatins ankündigt, ist dieser Vorgang immer beendet. Die Nukleolen, die

nach ihrer Substanzabgabe an das Plasma an Grösse reduziert sind, werden jetzt in engem Zusammenhang mit den immer deutlicher hervortretenden Chromosomen vorgefunden. Nicht selten hat es sogar den Anschein, als ob einige Chromosomen mit ihrem einen Ende in die Nukleolen eintauchten.

Während der fortgesetzten Kondensation der Chromosomen in der Prophase erleiden die Nukleolen Veränderungen, die denen ganz entsprechen, die ich früher zusammen mit A. Schreiner (1905 a, S. 223) für die Spermatogonien von *Myxine* beschrieben habe. Ganz wie dort nehmen sie bald an Grösse merkbar ab und bekommen eine unregelmässige Gestalt; ihre Oberfläche sinkt



Vier indifferente Epidermiszellen aus dem Prophasestadium. Nukleolen schwarz, Chromosomen und Plasmaelemente entfärbt. 1, zwei Nachbarzellen; 2, etwas späteres Stadium; 3, Kernmembran fast aufgelöst; N, Nukleolusrest. Fixierung, Färbung und Vergr. wie Fig. E und F.

ein, als würde ihr Inhalt allmählich entleert werden (Fig. G, 1—2). Sie verlieren jetzt jede Verbindung mit den Chromosomen und werden unmittelbar vor der Auflösung der Kernmembran als unregelmässig gestaltete, schwächer gefärbte Körper zwischen den fertig gebildeten Chromosomen angetroffen (Fig. G 3, Fig. 15). Nach der Auflösung der Kernmembran lassen sich dieselben nicht mehr nachweisen, dagegen trifft man während der Mitose nicht selten zwischen den f. en Plasmaelementen einige grössere Körnchen (vgl. Fig. 17 oben, rechts), die sehr wahrscheinlich durch den Zerfall der Nukleolenreste hervorgegangen sind.

In einigen Basalzellen lassen sich zwar auch während der Mitose neben der Spindelfigur im Protoplasma unregelmässig gestaltete, oft spindelförmige oder vieleckige fuchsinophile Körper nachweisen (Fig. 25), die man beim ersten Anblick leicht als die ausgestossenen, noch erhaltenen Nukleolen dieser Zellen auffassen könnte. Wie eine genauere Verfolgung ihres Entstehens lehrt, stellen sie jedoch nicht Nukleolen, sondern Prosekrete dar. Die Zellen, welche diese Körper enthalten, sind demnach keine indifferenten Bildungszellen, sondern vielmehr schon spezifisch differenzierte Drüsenzellen und zwar kleine Schleimzellen. Wir kommen bei der genaueren Beschreibung dieser Zellen auf die Bildung der betreffenden Prosekretkörper zurück. Das Vorkommen solcher schon differenzierten Drüsenzellen zwischen den indifferenten Basalzellen kann, wie wir gleich unten sehen werden, auch zu anderen fehlerhaften Schlüssen leicht Anlass geben.

Das Wachstum der Nukleolen mit der folgenden Teilung derselben und Ausstossung von Nukleolarsubstanz ins Plasma kann in manchen Fällen früher einsetzen und offenbar mit einer grösseren Schnelligkeit als oben geschildert vor sich gehen. Dadurch werden sehr auffallende und interessante Veränderungen des ganzen Aussehens der Zelle, die eine genauere Besprechung wohl verdienen, hervorgerufen.

Es wurde oben (S. 131) bei der Beschreibung der Teilung der indifferenten Zellen erwähnt, dass die eigentümliche Plasmakapsel dieser Zellen sich während der Prophase zusammen mit dem Kern und dem Zelleib abrundete. Auch den weiteren Gestaltveränderungen des letzteren folgend nimmt die Kapsel während der Anaphase eine ovoide Form an, um in der Telophase mit dem übrigen Protoplasma durchgeschnürt und gegen die Teilungs-

ebene geöffnet zu werden (Fig. 18—19). Dabei bemerkt man, dass die Öffnung der Kapsel immer in ihrer oberen, schwächer entwickelten Partie beginnt, während ihr basaler dickerer Teil zuletzt durchgeschnürt wird (Fig. 18). Retzius (1905) hat von dieser Einschnürung der Protoplasmakapsel in seinen Figuren 5 und 6 treffende Abbildungen geliefert, ohne sie jedoch im Text zu erwähnen. Die Plasmakapsel der jungen Zellen zeigt dem oben Angeführten gemäss anfangs eine der Teilungsebene zugekehrte grosse Lücke (Fig. 20—23, E 1), die sich erst allmählich schliesst. Auch nachdem diese Ergänzung der Kapsel durch Zusammenbiegen ihrer Ränder und durch Neubildung erfolgt ist, lässt sich jedoch noch eine Zeitlang beobachten, dass sie ihrer früheren, durch die Zellteilung bewirkten Öffnung entsprechend dünner als in ihren übrigen Teilen ist.

Obwohl somit nach jeder Zellteilung eine partielle Neubildung der Plasmakapseln stattfindet, so können wir jedoch sagen, dass die Kapseln der jungen Zellen von jener ihrer Mutterzelle herkommen.

Neben den jungen Zellen, welche wie die in Fig. 21—22 wiedergegebenen regelmässig ovoide Kerne mit einem noch groben chromatischen Kernnetz und kleinen Nukleolen aufweisen, und deren Protoplasma durch eine deutlich hervortretende Kapsel in eine Endoplasma- und eine Ektoplasmaschicht geteilt wird, kommen in den tieferen Lagen der Epidermis eine wechselnde Anzahl junger Zellen vor, die ein von diesem abweichendes und zugleich sehr eigenartiges Aussehen darbieten. Was diesen Zellen vor allem ihr charakteristisches Gepräge verleiht, ist die auffallende Gestalt ihrer Kerne, welche nicht ovoid, sondern unregelmässig gelappt sind. Die Lappung kann, wie die Fig. H und 29—34 lehren, einen sehr verschiedenen Grad zeigen. Bei den Zellen, wo sie besonders ausgesprochen ist, können tiefe Furchen in den Kern einschneiden und zur Bildung fingerförmig geteilter, hufeisen- oder wurstähnlicher und vieler anderen Kernformen Anlass geben. Die grösseren Lappen können ihrerseits wieder oft kleinere Sekundärlappen tragen. So tief kann die Zerklüftung der Kerne sein, dass dieselben an dünneren Schnitten fragmentiert erscheinen (Fig. H 5). Eine vollständige Abschnürung einzelner Kernteile kommt jedoch sicher niemals vor.

Das Chromatin dieser Kerne zeigt immer eine sehr feine Verteilung. Niemals findet man hier im Kernnetz solche stärker

gefärbte Netzknoten wie in anderen jungen Kernen derselben Präparate.

Die Nukleolen dieser Zellen zeichnen sich durch ihre erhebliche Grösse, oft zugleich durch ihre auffallende Gestalt aus, indem sie häufig hantelförmig (Fig. H 3) sind oder kleinere oder grössere Knospen tragen (Fig. H 6, 34). Nicht selten werden zwei oder noch mehr Nukleolen in den Kernen vorgefunden. Auch die Lage der Nukleolen ist in vielen Zellen bemerkenswert, indem sie häufig eben in den am meisten vorspringenden Partien der Kernlappchen vorgefunden werden und zwar hier der inneren Wand der dünnen Kernmembran dicht anliegend (Fig. H 2, 30.

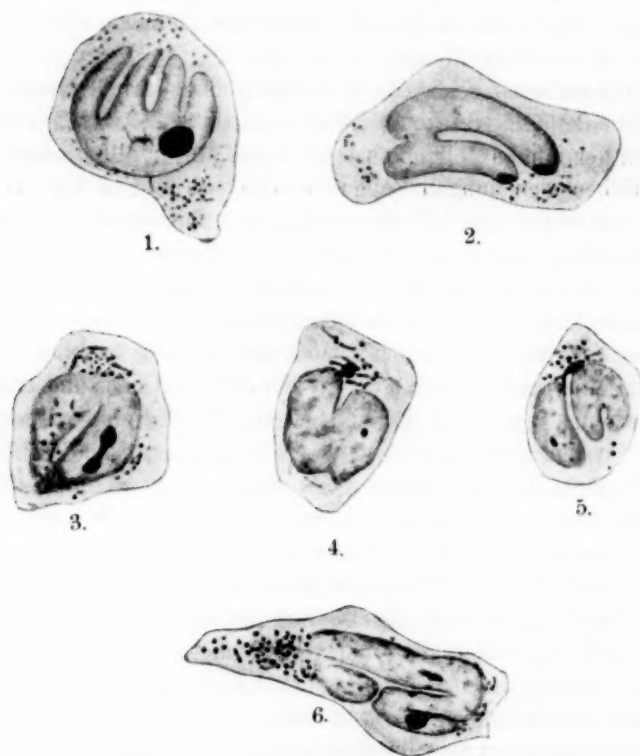


Fig. H.

Sechs junge Basalzellen mit gelappten Kernen. Fixierung der Haut mit der Flüssigkeit von Champy (1—5), mit dem Gemisch von Flemming-Benda (6). Färbung der Schnitte mit Säurefuchsin-Thionin-Aurantia.

Vergr. wie Fig. C.

32—33). In zahlreichen Fällen lässt sich nun leicht nachweisen, dass die Nukleolen, welche diese Lage haben, ganz wie es oben von den indifferenten Basalzellen geschildert wurde, durch feine Fäden mit kleinen fuchsinophilen Körnchen, die ausserhalb des Kerns im Plasma gelegen sind, in Zusammenhang stehen (Fig. 32—33, H 2).

In einigen Zellen kommen auch ausserhalb der Kernmembran zwischen den hier gelegenen fuchsinophilen Plasmaelementen grössere f. e Körperchen vor (Fig. 31, H 4—5). Wenn, wie oben geschildert, die Nukleolen in einigen Zellen der Kernmembran dicht anliegend gefunden werden, in anderen ähnlich aussehenden Zellen aber gleich ausserhalb der Membran Körper angetroffen werden, die sowohl in Betreff ihrer Grösse wie ihrer Färbbarkeit mit diesen Nukleolen genau übereinstimmen, so könnte man leicht versucht sein, diese Bilder zueinander in direkte Beziehung zu bringen und die in den letzteren Zellen vorkommenden Körperchen als ins Plasma ausgetretene Nukleolen aufzufassen.

Eine genauere Untersuchung der betreffenden Plasmakörperchen lehrt uns indessen, dass sie ebensowenig wie die neben der Spindelfigur gewisser Basalzellen vorkommenden f.-Körperchen (vgl. Fig. 25) Nukleolen sind, sondern dass sie ganz wie diese Körperchen Sekretgranula darstellen. Die Zellen, welche solche Körper in ihrem Plasma enthalten, sind demnach keine indifferenten Bildungszellen mehr, sondern schon Drüsenzellen, und zwar ebenso wie die Basalzellen, von denen schon oben die Rede war, kleine Schleimzellen. Die Feststellung dieser Tatsache lehrt uns, dass die letzteren Zellen mit den indifferenten Basalzellen nicht nur darin übereinstimmen, dass sie im Gegensatz zu den beiden grossen Drüsenzellenformen der Epidermis die Fähigkeit zur Teilung bewahrt haben, sondern dass sie auch in gewissen Fällen nach der Teilung ganz ähnliche Veränderungen ihrer Kerne und ihres Plasmas zeigen können wie diejenigen, welche wir von den Bildungszellen eben kennen lernen.

Ein Heraustreten ganzer Nukleolen durch die Kernmembran wird in diesen jungen Zellen ebensowenig wie in den gewöhnlichen indifferenten Epidermiszellen oder irgend welchen anderen Zellen der Haut von *Myxine* beobachtet.

Was nun das Plasma dieser Zellen betrifft, so zeichnet es vor allem dadurch aus, dass die in anderen indifferenten Zellen

gewöhnlich sehr hervortretende Plasmakapsel und die durch ihr Vorhandensein bedingte scharfe Sonderung zwischen zwei Schichten des Plasmas in den meisten Fällen vollkommen fehlt. Der Kern wird von einem hellen, homogenen Plasma umgeben, in welchem die f.en-Elemente eingelagert sind. Dieses Plasma hat offenbar in seiner Gesamtheit dieselbe weiche Konsistenz wie das Endoplasma gewöhnlicher Bildungszellen. Von der zarten Struktur des Plasmas zeugt auch der Umstand, dass es auch in sonst vorzüglich konservierten Präparaten sich von den Nachbarzellen oft etwas zurückgezogen hat, so dass zwischen demselben und den umgebenden Zellen ein feiner artifizieller Spalt beobachtet werden kann.

Wie eine genauere Untersuchung lehrt, findet die Auflösung der Plasmakapsel zu der gleichen Zeit statt, wie der Kern seine lappige Gestalt annimmt. Zu dieser Zeit nimmt das Endoplasma an Mächtigkeit zu, die Kapsel wird dabei, ähnlich wie die Ektoplasmaschicht, gedehnt und dünner, und verliert an Färbbarkeit, um sich schliesslich der Beobachtung ganz zu entziehen.

Die f.en-Plasmaelemente dieser eigentümlichen Zellen bestehen aus Körnchen und kurzen Stäbchen. Immer überwiegt die Zahl der ersteren beträchtlich über die der letzteren. Die Körnchen sind oft je zwei oder drei miteinander zu kleinen Hanteln oder kurzen Körnchenreihen verbunden, und es werden, wie auch in anderen jungen Zellen, nicht selten Übergangsformen sowohl zwischen diesen Körnchenkettchen und den Stäbchen, wie zwischen etwas grösseren Einzelkörnchen und solchen vorgefunden.

Die oben geschilderten Zellen mit gelappten Kernen werden in der Epidermis der verschiedenen Tiere in sehr wechselnder Anzahl beobachtet. Während sie in der Haut einiger Tiere nur in recht sparsamer Zahl, kommen sie bei anderen in jedem Gesichtsfeld der Präparate häufig vor. Ich glaube festgestellt zu haben, dass ihre Anzahl eben bei denjenigen Tieren am grössten ist, deren Epidermis die grösste sekretorische Tätigkeit aufweist. Wir werden weiter unten bei der Schilderung der grossen Fadenzellen und ihrer Sekretion auf diesen Punkt wieder zurückkommen.

Die Zellen, welche die oben genauer erwähnten Eigentümlichkeiten ihrer Kernform und ihres Plasmas aufweisen, werden niemals einzeln angetroffen, sondern kommen immer je zwei zusammen, zuweilen auch in Gruppen von je vier Zellen vor. Sie stellen somit

offenbar die beiden Tochterzellen oder die vier Enkelzellen einer und derselben Zelle dar.

Wie unsere Abbildungen lehren, wechselt die Grösse dieser Zellen innerhalb recht weiter Grenzen, was offenbar damit im Zusammenhang steht, dass ein beträchtliches Wachstum der Zellen, sowohl ihrer Kerne wie ihres Plasmas, die beschriebenen Gestaltveränderungen der Kerne häufig begleitet.

Nach unseren jetzigen Kenntnissen der verschiedenen Formveränderungen der Zellkerne lebhaft funktionierender Gewebszellen scheint die Annahme nahe zu liegen, dass die Lappung der Kerne auch in den hier geschilderten Zellen ein Ausdruck dafür ist, dass innerhalb derselben ein besonders intensiver Stoffaustausch zwischen Kern und Plasma stattfindet. Auch mag wohl die Annahme begründet sein, dass die rasche Vermehrung der Nukleolarsubstanz innerhalb der Kerne und das Austreten von Nukleolarsubstanz ins Plasma ebenso wie die Auflösung der Plasmakapsel mit diesem gesteigerten Stoffaustausch in engem Zusammenhang stehen.

Es verdient in dieser Verbindung erwähnt zu werden, dass man auch während des Wachstums und der Teilung der Nukleolen innerhalb der gewöhnlichen indifferenten Bildungszellen ab und zu eine ähnliche, obwohl viel weniger ausgesprochene Oberflächenvergrösserung der Kerne beobachten kann (Fig. 28). Der Unterschied im Baue, welcher zwischen diesen Zellen und den jungen Zellen mit den stark gelappten Kernen vorhanden ist, scheint demnach nur ein Gradunterschied zu sein und auf eine in den zuletzt beschriebenen Zellen früher einsetzende und mit einer grösseren Intensität vorsichgehende Vermehrung und damit verbundene Ausstossung der Nukleolarsubstanz zurückgeführt werden zu können.

Was lehren uns nun unsere Präparate über das weitere Schicksal der ins Plasma ausgetretenen Kernsubstanz?

Wie aus unseren Zeichnungen hervorgeht, unterscheiden sich in sehr vielen Fällen die von den Nukleolen stammenden f. en Körnchen, welche ins Plasma übertreten, an Grösse keineswegs von den im Plasma schon vorhandenen f. en Elementen; wenn sie ihren Zusammenhang mit den innerhalb der Kernmembran gelegenen Nukleolen verloren haben, lassen sie sich deswegen von den übrigen f. en Plasmakörnchen nicht unterscheiden. Von ihrem weiteren Schicksal lässt sich somit in diesem Falle nur das mit

Sicherheit aussagen, dass sie sich den gewöhnlichen Plasmaelementen der betreffenden Zellen anschliessen.

In anderen Fällen zeichnen sich aber die aus dem Kern ausgetretenen Nukleolarteile durch eine Grösse aus, welche die Grösse der übrigen Plasmaelemente übertrifft (Fig. D, 3). Nun lassen sich, wie schon früher erwähnt, häufig zwischen den f. en Plasmaelementen der Bildungszellen grössere Körnchen nachweisen, die zwar keinen Zusammenhang mit intranukleären f. en Körperchen erkennen lassen, die aber nach ihrer Lage zu urteilen sehr wahrscheinlich aus solchen herkommen. Diese grösseren f. en Körnchen zeigen sehr oft eine sehr charakteristische Gestalt (vgl. Fig. 10 und 11), indem sie ähnlich wie die sich teilenden Nukleolen der indifferenten Zellen (vgl. Fig. F, 1—2) kleine Knospen tragen, als stünden sie im Begriff, ihre Substanz auf kleinere Körnchen zu verteilen, die die Grösse der gewöhnlichen f. en Plasmakörnchen haben.

In selteneren Fällen beobachtet man, dass die f. en Körnchen, welche noch mit einem innerhalb der Kernmembran gelegenen Nukleolus im Zusammenhang stehen, nicht sphärisch, sondern, wie es von den f. en Plasmaelementen junger Zellen auch recht häufig beobachtet werden kann, kommaförmig sind und sich somit in ihrer Gestalt den stäbchenförmigen Plasmaelementen nähern.

Die enge chemische Verwandtschaft zwischen den ins Plasma ausgetretenen Kernbestandteilen und den Altmannschen Plasmaelementen tritt nicht nur in der übereinstimmenden Weise, auf welche sie sich färben lassen, zutage, sondern auch darin, dass sie beide nach Fixierung der Haut mit Essigsäure enthaltenden Flüssigkeiten ganz oder teilweise aufgelöst werden. In letzterer Hinsicht unterscheiden sie sich von den Nukleolen.

Alle die oben angeführten Beobachtungen legen die Annahme eines genetischen Zusammenhangs der f. en Plasmaelemente der indifferenten Zellen mit den ins Plasma ausgetretenen nukleolären Kernbestandteilen ausserordentlich nahe.

Wie lässt sich nun die Annahme von einem genetischen Zusammenhang der f. en-Plasmaelemente und der Nukleolen der indifferenten Zellen mit dem, was wir von dem Verhalten dieser beiden Zellteile sonst kennen gelernt haben, in Übereinstimmung bringen?

Wir haben oben (S. 131) bei der Schilderung des Teilungsvorgangs der indifferenten Zellen gesehen, dass die fadenförmigen Plasmaelemente der ruhenden Zellen vor der Zellteilung in Körnchen zerfielen, die während der Mitose auf die beiden Tochterzellen einigermaßen gleichmässig verteilt wurden. Nach der Teilung gingen wieder aus den Körnchen, die sich meistens zu kleinen Ketten vereinigten, Fäden hervor. Weder während der Zellteilung noch nach dem Ablauf derselben liess sich ein selbstständiges Wachstum der f. en-Plasmaelemente nachweisen, das die durch die Zellteilung bewirkte Herabsetzung ihrer Masse auf ähnliche Weise kompensieren könnte, wie es sich von anderen Zellteilen, z. B. von den mit den f. en-Plasmaelementen an Grösse am nächsten übereinstimmenden Zentriolen, unschwer feststellen lässt.

Da nun trotzdem die Bildungszellen der Epidermis älterer Tiere in ihrem Plasma keine geringere Anzahl f. en-Plasmaelemente enthalten als die entsprechenden Zellen junger Tiere, so muss zwischen je zwei Zellteilungen innerhalb dieser Zellen eine Neubildung von Plasmaelementen stattfinden. Den Ausgangspunkt dieser Neubildung wird man, wie im Kapitel 1 (S. 79) erwähnt, entweder in dem Protoplasma selbst oder im Zellkern zu suchen haben.

Für die Annahme, dass eine Neubildung f. en-Plasmaelemente innerhalb des Endoplasmas der indifferenten Epidermiszellen stattfindet, haben unsere Untersuchungen keine Anhaltspunkte geliefert, dagegen haben wir in diesen Zellen eine Abgabe f. er-Substanz seitens des Kerns an das Plasma in unzweideutiger Weise feststellen können, und wir haben weiter gefunden, dass die aus dem Kern heraustretenden Körperchen sich den im Plasma schon vorhandenen f. en-Elementen anschliessen, um von diesen bald nicht mehr unterschieden werden zu können.

Nehmen wir nun, was unter diesen Umständen wohl als sehr naheliegend bezeichnet werden darf, an, dass die ausgetretenen Kernteile sich von den f. en-Plasmaelementen deswegen nicht unterscheiden lassen, weil sie sich in solche bald umwandeln, oder mit anderen Worten, dass der Kern das Material liefert, aus dem die f. en Plasmaelemente neugebildet werden, so würde damit nicht nur die sonst dunkle Frage, wie die Zahl der f. en Plasmaelemente der indifferenten Zellen trotz der durch jede Zellteilung bewirkten Reduktion doch im grossen Ganzen

bei allen Tieren einigermaßen konstant bleiben kann, ihre befriedigende Erklärung gefunden haben. Auch für die ebenso auffallenden wie rätselhaften Veränderungen der Nukleolen dieser Zellen, ihr Wachstum, ihre Teilung und Wanderung gegen die Kernmembran, sowie die Ausstossung eines grösseren oder geringeren Teils ihrer Substanz ins Plasma würde damit gleichzeitig die Erklärung gegeben sein.

Somit dürfen wir mit vollem Recht sagen, dass unsere Annahme eines genetischen Zusammenhangs der f. en Plasmaelemente der indifferenten Bildungszellen mit der aus den Kernen dieser Zellen heraustretenden Nukleolarsubstanz durch viele Tatsachen gestützt wird und dass sie sonst rätselhafte Vorgänge sowohl innerhalb des Kerns wie des Plasmas der betreffenden Zellen unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt zu bringen und verständlich zu machen in der Lage ist, während es keine einzige Tatsache gibt, die sich mit dieser Annahme nicht zwanglos vereinigen lässt.

Wie wir weiter unten sehen werden, wird die Richtigkeit dieser Annahme durch unsere Untersuchungen über die Kern- und Plasmastrukturen der übrigen Zellformen der Haut von *Myxine* in hohem Maße bekräftigt.

Innerhalb des Endoplasmas vieler indifferenten Bildungszellen lassen sich nach Osmiumfixierung der Haut neben den f. en Plasmaelementen eine wechselnde Anzahl kleiner Körnchen beobachten, die entweder, wie nach Fixierung mit Kaliumbichromat-Formalin-Osmiumsäure, geschwärzt sind (vgl. Fig. 9, 10, 13, 23), oder wie nach Fixierung der Haut in den Flüssigkeiten von Flemming-Benda und Champy eine graugrüne Farbe aufweisen (vgl. Fig. 8b, 16, 17, 34). Nach der Benutzung anderer Fixierungsflüssigkeiten, welche keine Osmiumsäure enthalten, werden diese Körnchen in den Zellen nicht beobachtet; auch nach Vorbehandlung mit Osmiumgemischen lösen sie sich teilweise oder ganz bei längerem Verweilen der Schnitte in Xylol oder Chloroform. Sie bestehen demnach offenbar aus lipoider Substanz.

Diese Körnchen werden in jedem Teil des Endoplasmas der Bildungszellen angetroffen. Ihre Anzahl ist, wie oben erwähnt, eine wechselnde, immer aber eine recht beschränkte. Mehr als drei oder vier solcher Körnchen werden sehr selten innerhalb einer Zelle im selben Schnitte vorgefunden. In vielen Zellen fehlen sie ganz. Während der Teilung der Zellen werden sie, ohne eine

Veränderung ihrer Substanz zu erleiden, auf die Tochterzellen passiv übertragen (Fig. 16—17).

In Schnitten, die von Hautstücken stammen, welche in den Gemischen von Flemming-Benda oder Champy fixiert wurden, zeigen die lipoiden Körnchen eine etwas bedeutendere Grösse als nach Vorbehandlung mit Kaliumbichromat-Formalin-Osmiumsäure (vgl. die Abbildungen), was sehr wahrscheinlich auf eine durch die Einwirkung dieser beiden Fixierungsflüssigkeiten hervorgerufene Quellung der Körnchen zurückzuführen ist.

Woher stammen nun diese Körnchen, und welche Bedeutung kommt ihnen zu?

Während die letztere Frage erst durch das Studium der weiteren Umbildung der indifferenten Zellen ihre Beantwortung finden kann, liefert uns eine genauere Untersuchung der Körnchen selbst und ihrer Beziehungen zu den übrigen Plasmateilen über die erstere Frage sehr interessante und wertvolle Aufschlüsse.

Wie oben erwähnt, werden diese Körnchen nach Fixierung der Haut in Kaliumbichromat-Formalin-Osmiumsäure geschwärzt. Wenn die Schnitte, welche aus solchem Material stammen, nachher mit Altmanns Säurefuchsin gefärbt werden, treten im Endoplasma der indifferenten Zellen sowohl die f. en Plasmaelemente wie die lipoiden Granula sehr distinkt vor. Die Grösse der letzteren übertrifft gewöhnlich diejenige der meisten f. en Granula ungefähr um das Doppelte. Doch kommen auch Körnchen beider Art vor, deren Grösse einander ziemlich nahe kommt.

Von den lipoiden Granula werden die meisten frei zwischen den f. en Körnchen und Fäden gelegen angetroffen. Es lassen sich aber auch hie und da solche beobachten, die mit dem einen Ende eines f. en Fadens im Zusammenhang stehen (vgl. Fig. 13), auf genau dieselbe Weise, wie es sich in den betreffenden Zellen auch von einigen f. en Granula nachweisen lässt (dieselbe Abbildung). Oder ein lipoides Granulum kann mit einem, oft etwas kleineren f. en Granulum mittels eines ähnlichen feinen Verbindungsfadens zu einer kleinen Hantel vereinigt sein.

Die oben geschilderten Beziehungen der lipoiden Granula der indifferenten Epidermiszellen zu den f. en Elementen dieser Zellen erinnern in hohem Maße an jene, die ich (1915) früher in den Fettzellen des subkutanen Gewebes von Myxine vorgefunden habe, und die mich zu dem Schluss führten, dass die Fett-

granula dieser Zellen aus f. en Granula, die ihrerseits wieder durch Segmentierung homogener Fäden hervorgegangen waren, ihren Ursprung nahmen. Innerhalb der indifferenten Epidermiszellen lässt sich dieser Prozess nicht mit derselben Übersichtlichkeit wie in den viel grösseren Fettzellen in allen seinen Phasen verfolgen, doch lässt sich, wie eben erwähnt, auch hier die wichtige Tatsache feststellen, dass die kleinsten, und, wie wir deshalb annehmen dürfen, jüngsten lipoiden Granula im Zusammenhang mit den f. en Plasmaelementen auftreten. Auch werden in den Bildungszellen, ähnlich wie in den erwähnten Fettzellen, nach Osmiumbehandlung der Hautstücke und nachfolgender Fuchsinfärbung der Schnitte unter den Plasmagranula einzelne beobachtet, die einen dunkleren Farbenton als ihre Nachbarn zeigen, was darauf zu beruhen scheint, dass ihre Substanz neben der charakteristischen Affinität zu dem Säurefuchsin auch die Fähigkeit besitzt, die Osmiumsäure in geringem Grade zu reduzieren.

Wir gelangen somit betreffs des Ursprungs der lipoiden Granula der indifferenten Bildungszellen der Epidermis zu dem Ergebnis, dass sie sehr wahrscheinlich aus den f. en Plasmaelementen dieser Zellen auf ähnliche Weise hervorgehen, wie wir in den Fettzellen die kleinsten Fettgranula sich aus den f. en Elementen zu bilden beobachten können.

Es mag schliesslich noch erwähnt werden, dass unter den indifferenten Zellen hie und da solche vorkommen, die in ihrem Endoplasma neben den f. en Elementen auch braune Farbkörnchen enthalten, während die Epidermiszellen von Myxine sonst pigmentfrei sind, und dass in den tieferen Lagen der Epidermis nicht selten aus dem Corium eingewanderte Leukozyten vorgefunden werden, die einen gelappten Kern und ein feinkörniges Protoplasma haben.

B. Die Drüsenzellen.

1. Die Fadenzellen.

Wegen ihres eigentümlichen Sekrets, dessen Struktur wohl von allen sonst bekannten Sekreten abweicht, bieten die Fadenzellen der Myxinehaut ein ganz besonderes Interesse. Wie aus unserer Literaturübersicht in Kapitel 2 hervorgeht, sind unsere Kenntnisse von der Bildungsweise dieses Sekrets sehr dürftig.

Eine wichtige Aufgabe der vorliegenden Untersuchung muss eben sein, hierüber grössere Klarheit zu bringen.

Es wurde oben bei der Schilderung der indifferenten Epidermiszellen der eigentümlichen Veränderungen ausführliche Erwähnung getan, welche bei einer grösseren oder geringeren Anzahl dieser Zellen nach ihrer Teilung beobachtet werden können und die durch eine starke Lappung ihrer Kerne, eine erhebliche Vermehrung ihrer Nukleolarsubstanz und ein damit verbundenes reichliches Austreten dieser Substanz ins Plasma, sowie durch ein Verschwinden der für die indifferenten Zellen sonst eigentümlichen Sonderung des Plasmas in zwei Schichten charakterisiert wurden. Auch wurde darauf aufmerksam gemacht, dass diejenigen Zellen, welche diese Veränderungen aufwiesen, niemals einzeln auftraten, sondern immer je zwei zusammen vorgefunden wurden, und dass sowohl ihre Kerne wie ihr Plasma gleichzeitig mit diesen Veränderungen offenbar an Grösse beträchtlich zunahmen.

Von den grösseren Zellen mit gelappten Kernen lassen sich nun wieder alle Übergänge zu solchen beobachten, die einen ovoiden Kern haben, deren Plasma aber dieselbe Eigentümlichkeit aufweist wie das der ersteren. Der Kern dieser Zellen zeigt dasselbe feine Chromatinnetz wie die gelappten Kerne und enthält immer einen grossen sphärischen Nukleolus oder ein Paar von solchen. Das homogene Zytoplasma schliesst zahlreiche fuchsinophile Elemente, Einzelkörnchen, Körnerketten und Stäbchen ein. Diese Plasmaelemente sind jetzt immer am oberen, der Oberfläche der Haut zugekehrten Pole des ovoiden Kerns, um die hier gelegenen Zentriolen in grösster Anzahl angesammelt, fehlen aber auch in den übrigen Partien des Zelleibs nicht (Fig. 35, 37). Neben den als f. en bezeichneten Plasmaelementen wird auch hier und da ein lipoides Körnchen vorgefunden (Fig. 37).

Die hier geschilderten Zellen stellen junge Fadenzellen dar.

Wir wollen unten versuchen, die recht komplizierten Umbildungen, welche die Zellen während ihrer langen Entwicklung durchlaufen, ehe sie als reife Fadenzellen ihr Sekret an der Oberfläche der Haut entleeren (vgl. Kap. 2), von Stufe zu Stufe zu verfolgen.

Als erste Veränderung im Bau der oben geschilderten jungen Zellen beobachten wir, dass unter den im oberen Polteile der-

selben gesammelten f. en Plasmaelementen einige Körnchen zum Vorschein kommen, die zwar genau auf dieselbe Weise wie die Plasmaelemente gefärbt, aber deutlich grösser als diese sind (Fig. 36). Diese Körnchen, deren Zahl während der Entwicklung der Zellen rasch zunimmt, stellen, wie ihr weiteres Schicksal lehrt, Sekretgranula dar.

Was die Bildung der Granula betrifft, so geht aus unseren Untersuchungen mit voller Sicherheit hervor, dass sie von den f. en Plasmaelementen ihren Ursprung nehmen (Fig. 38—42). In zahlreichen Zellen dieser Art werden f. e Plasmafäden beobachtet, deren Enden deutlich verdickt sind, oder die Endgranula tragen, welche auf genau dieselbe Weise, wie wir oben (S. 155) bei der Bildung der lipoiden Granula der indifferenten Zellen sahen, mit dem Faden mittels einer feinen Substanzbrücke verbunden sind (Fig. 42). Von solchen Fäden, deren Endstücke mehr oder weniger deutlich verdickt sind, lassen sich alle Übergänge in hantelförmige Gebilde und kleine Ketten, die aus drei, seltener vier Gliedern bestehen, nachweisen. Von den Körnchen dieser Ketten scheinen die beiden Endgranula konstant die grössten zu sein. Sie kommen den oben erwähnten Sekretgranula an Grösse oft sehr nahe.

Mit der vorschreitenden Segmentierung der Plasmafäden sind die intersegmentalen Partien derselben immer dünner geworden, und schliesslich schnüren sie sich durch. Aus den f. en Plasmafäden sind auf diese Weise freie Körnchen hervorgegangen, die junge Sekretgranula darstellen. An solchen Stellen, wo die f. en Plasmaelemente und die jungen Sekretgranula der Zellen nicht allzu dicht liegen, lassen sich die aus einem und demselben Faden hervorgegangenen Granula, auch nachdem sie sich vollkommen voneinander gelöst haben, an ihrer Anordnung eine Zeitlang leicht erkennen (Fig. 39).

Wir hörten oben, dass die f. en Plasmaelemente in den jungen Zellen mit ovoiden Kernen, ähnlich wie in den Zellen mit gelappten Kernen, nicht nur aus Fäden oder Stäbchen, sondern auch aus Einzelkörnchen und Körnerketten bestanden. Dass in der einen wie in der anderen Art dieser Zellen eine Bildung von Fäden durch Vereinigung mehrerer Einzelkörnchen stattfindet, wird sowohl durch die allmähliche Zunahme der Fäden an Zahl wie das Vorkommen zahlreicher Übergangsformen von Körnerketten zu homogenen Fäden bewiesen. Ob nun aber sämtliche

Einzelkörnchen bei der Bildung der Fäden verbraucht werden, und diese letzteren allein die Sekretgranulabildner der Fadenzellen sind, oder ob sich vielleicht auch einzelne Einzelkörnchen durch selbständiges Wachstum in Sekretgranula direkt umbilden können, das lässt sich wegen der Kleinheit der betreffenden Gebilde, vor allem aber, weil die Bildung der f. en Fäden und die der Sekretgranula innerhalb derselben Zelle nebeneinander verlaufen, nicht mit Sicherheit entscheiden.

In einigen Zellen, die sich von den oben geschilderten nur darin unterscheiden, dass ihr Zelleib mehr keulenförmig ist, entdeckt man nun eine eigentümliche Bildung, die die betreffenden Zellen als junge Fadenzellen sofort kennzeichnet, nämlich einen Sekretfaden. Dieser entspringt zwischen den Körnchen im oberen Teil der Zelle und verläuft über den Kern gegen die Zellenbasis (Fig. J). Er zeigt dieselbe Affinität zum Säurefuchsin wie die Plasmaelemente und die Sekretgranula. Auch mit Eisenhämatoxylin, Safranin, Kristallviolett sowie zahlreichen anderen Farbstoffen wird er, ähnlich wie die Sekretgranula, intensiv gefärbt. Der Faden hat einen vollkommen homogenen Bau und zeigt einen kreisrunden oder ovalen Querschnitt. Nach unten endet er frei im Basalteil der Zelle; er ist hier anfangs etwas dünner und färbt sich weniger intensiv als in seiner mittleren Partie (Fig. J, 38–39). Sein Anfangsteil, der dicht oberhalb des Kerns oder neben dem oberen Pole desselben gefunden wird, ist etwas breiter als der übrige Teil des Fadens und zeigt wieder geringere Färbbarkeit. In günstigen Fällen vermag man nun festzustellen, dass mehrere feine, schwächer gefärbte Fädchen hier zusammenlaufen und sich zu dem dicken Sekretfaden vereinigen (Fig. J, Fig. 38 b, Fig. 40). Es ist meistens sehr schwer, ja unmöglich, sicher zu entscheiden, woher diese dünnen Fädchen stammen. Was ihre Mehrzahl betrifft, so wird man sich damit begnügen müssen, feststellen zu können, dass sie aus der Körneransamm-

Archiv f. mikr. Anat. Bd. 89. Abt. I.



Fig. J.

Junge Fadenzelle
mit Sekretfaden.

Fixierung der Haut
mit der Flüssigkeit
von Flemming-
Benda. Färbung
mit Säurefuchsin-
Thionin-Aurantia.
Vergr. wie Fig. C.

lung im oberen Polteile der Zelle hervortreten. Durch genaues Studium besonders günstiger Präparate gelingt es jedoch, einzelne Fädchen bis an grössere Granula hin direkt zu verfolgen (Fig. 38 b, 42). Die Granula, mit denen die Fädchen im Zusammenhang stehen und die mit den oben erwähnten Sekretgranula identisch sind, sind nicht vollkommen sphärisch, vielmehr scheinen sie meistens napfförmig und gegen den Anfangsteil des Fädchens etwas zugespitzt zu sein (Fig. 43). Noch vor der Bildung eines dicken Sekretfadens lassen sich in einigen jungen Zellen ganz ähnliche feine Fädchen als Anhänge der grösseren Sekretgranula hie und da beobachten (Fig. 36). Durch das Zusammen-

fließen zahlreicher solcher Fädchen wird im oberen Teil der Zelle ein dicker Faden gebildet, und dieser nimmt, von anderen Sekretgranula immer neuen Zufluss bekommend, sowohl an Dicke wie Länge zu. Dabei schiebt er sich dem Kerne vorbei allmählich in die basale Partie der Zelle hinab und treibt durch sein weiteres Wachstum diesen Basalteil zwischen die weichen Zelleiber der tiefsten Zellschicht der Epidermis bis an das Corium nach unten hin, auch wenn die jungen Fadenzellen ursprünglich einer höheren Zellenlage angehört haben. Der obere Teil der Zelle wird aber gleichzeitig zwischen die oberflächlicher gelegenen Epidermiszellen emporgehoben. Auf diese Weise bekommen die jungen Fadenzellen fast immer eine Keulenform (Fig. 38—40). Der basale Ausläufer der Zellen kann manchmal eine recht ansehnliche Länge erreichen (vgl. Fig. K).

Wenn die Fußstücke der jungen Fadenzellen die Grenz-



Fig. K.

Junge Fadenzelle.

Fixierung der Haut mit der Flüssigkeit von Champy. Färbung mit Säurefuchsin-Thionin-Aurantia.

Vergr. wie Fig. C.

lamelle des Coriums erreicht haben, und dem weiteren Höhersteigen ihrer Zellkörper durch den Widerstand der oberflächlichen Epidermiselemente eine Grenze gesetzt ist, nimmt der Sekretfaden während seines weiteren Wachstums zuerst einen welligen Verlauf an, beginnt aber dann bald sich in Spiraltouren um den Kern zu legen. Die Regelmässigkeit dieser Windungen des Fadens ist in den verschiedenen Zellen eine wechselnde, doch bieten die Fadenzellen mit ihrem schönen Sekretfaden zu dieser Zeit ein äusserst zierliches Bild, besonders wenn man in den Schnitten Oberflächenbilder der Zellen bekommt (vgl. Fig. L). Nur in seltenen Fällen findet man Fadenzellen, die eine ganz abweichende Gestalt haben, indem sie nicht keulenförmig, sondern ovoid sind und mit ihrem Zellkörper der Grenzlamelle des Coriums direkt anliegen. In solchen Zellen zeigt auch der Sekretfaden einen unregelmässigen Verlauf (vgl. Fig. 44, die Zelle rechts). Ja, es ist in solchen Fällen oft unmöglich zu entscheiden, ob ein zusammenhängender Faden oder mehrere getrennte Fäden vorhanden sind. Es scheint hier aus irgend einem Grund eine Störung in der normalen Bildung des Sekretfadens eingetreten zu sein. Diese Störung hat dann wieder bewirkt, dass die Entwicklung eines Fußstückes der betreffenden Zelle und damit auch das Emporrücken ihres Zelleibes von der Oberfläche des Coriums zwischen die Zellen der höheren Epidermischichten ausgeblieben ist.

Die weitere Entwicklung der Fadenzellen wird nun durch eine sich immer weiter fortsetzende Sekretbildung und Sekretansammlung innerhalb ihrer Zellkörper gekennzeichnet.

Aus den fuchsinophilen Plasmafäden gehen fortwährend Sekretgranula hervor. Diese Sekretgranula sammeln sich in der oberen Polhälfte der Zelle zu einem fast kompakten Körper, der diesen Zellteil immer mehr ausfüllt und dem oberen Pole des Kerns wie eine Mütze aufsitzt (Fig. 44, linke Zelle). An dünnen Querschnitten durch diese Körneransammlung vermag man bei



Fig. L.

Junge Fadenzelle.
Fixierung der Haut
nach Metzner-
Altmann. Färbung
mit Säurefuchsin-
Pikrinsäure. Vergr.
wie Fig. C.

starker Vergrößerung festzustellen, dass die Sekretgranula in konzentrischen Reihen um die kleine Zentropasmakugel, die die Zentriolen einschliesst, geordnet sind (Fig. 45), und zwar auf die Weise, dass die kleinsten Granula die inneren Kreise bilden, während die grössten Granula, die schon mit Sekretfädchen in Zusammenhang stehen, die Peripherie der Körnchenansammlung einnehmen.

Der dicke Sekretfaden, dem von der peripherischen Schicht des Granulakörpers immer neue Sekretströme als feine Fädchen zugeführt werden, nimmt fortwährend an Dicke und Länge zu. Seine Spiraltouren um den Kern werden dabei zahlreicher (Fig. 48), auch sein unteres, im schmalen Basalteil der Zelle gelegenes Endstück, das bis jetzt fast gerade verlief (vgl. Fig. K, Fig. 44, linke Zelle), rollt sich allmählich auf, wodurch auch dieser Zellteil breiter wird. Noch hat der Faden innerhalb seiner Windungen einen gestreckten Verlauf, bald fängt er aber an, kleine Knickungen und Faltungen zu zeigen, offenbar wegen der sich innerhalb der Zelle immer mehr geltend machenden Raumbeschränkung (Fig. 48). Diese Knickungen des Fadens entwickeln sich bei der fortgesetzten Längenzunahme des Fadens bald zu Spiraldrehungen desselben (Fig. 49).

Es ist schon zu dieser Zeit wegen der vielen Windungen des dicken Sekretfadens nicht mehr möglich, sicher zu behaupten, dass nur ein zusammenhängender Faden und nicht mehrere isolierte Fäden in der Zelle vorhanden sind. Diese Entscheidung wird in der folgenden Zeit noch schwieriger. Mit der rasch zunehmenden Grösse der Zelle und der zunehmenden Zahl der Fadenschlingen wird es nämlich ganz unmöglich, die einzelnen Windungen durch mehrere Schnitte sicher zu verfolgen. Der Umstand aber, dass man an dicken Schnitten nur äusserst selten freie Fadenenden vorfindet, scheint dafür zu sprechen, dass die dicken Fadenschlingen ein zusammenhängendes System bilden. Zu dem gleichen Schluss kam auch Retzius (1905, S. 71).

Trotzdem, dass die Entwicklung des mächtigen Sekretfadens auf Kosten des Granulakörpers der Zelle vor sich gegangen ist, hat dieser Körper während des oben geschilderten Wachstums des Fadens keineswegs an Masse abgenommen, im Gegenteil, er hat während dieser Zeit eine mächtige Volumenvergrößerung erfahren, den Zellkern gegen die Basis der Zelle hinabgedrängt und sich über die ganze zentrale Partie der Zelle ausgebreitet.

Diese Volumenvergrößerung des Granulakörpers hängt mit dem eigentümlichen Reifungsprozess der Sekretgranula in den älteren Fadenzellen eng zusammen, und wir wollen deshalb gleich an Schnitten durch einige solche denselben etwas genauer untersuchen.

Wie die Betrachtung eines Längs- (Fig. 57) oder eines Querschnittes (Fig. 58) durch die fast ausgewachsene Fadenzelle lehrt, unterscheiden sich die einzelnen Granula der mächtigen, zentral gelegenen Körneransammlung sehr auffallend voneinander, sowohl was Grösse wie Färbbarkeit betrifft. Die kleinsten Granula, die vor allem in der zentralen Partie der Anhäufung zu finden sind, haben eine sphärische oder leicht unregelmässige Form. Sie zeigen genau dieselbe Färbbarkeit wie die Sekretgranula und die Plasmaelemente der jungen Fadenzellen, d. h. sie sind stark fuchsinophil und färben sich auch intensiv mittels Kristallviolett und Eisenhämatoxylin. Ihre Färbung ist vollkommen gleichmässig, und ihre Substanz sieht völlig homogen aus. Im Gegensatz zu diesen Granula ist die überwiegende Mehrzahl der Körnchen in den abgebildeten Zellen vom Säurefuchsin ungefärbt und zeigt einen mattgelben Farbenton, indem sie von der Aurantia (Fig. 57) resp. der Pikrinsäure (Fig. 58) gefärbt ist. Nach Bendas Methode zeigen die letzteren Körnchen nur Alizarinfärbung, nach Eisenhämatoxylinfärbung erscheinen sie hellgrau. Diese Granula sind grösser als die ersteren, haben aber auch einen vollkommen homogenen Bau. Bei der Härtung und Einbettung der Hautstücke schrumpfen sie immer etwas, wodurch die Körnchenansammlung im Ganzen sich von den unter der Oberfläche der Zelle gelegenen dicken Fadenschlingen etwas zurückzieht und ein leerer Raum, der in lebenden Zellen nicht vorhanden ist, zwischen denselben oft entsteht (Fig. 57, links unten, Fig. 58).

In diesen beiden Granulaformen, die sich in ihrem färbereichen Verhalten voneinander in so hohem Maße unterscheiden, haben wir das Anfangs- und das Endstadium der interessanten Umbildung der Sekretgranula der Fadenzellen vor uns. Die zwischenliegenden Stadien dieser Umbildung lassen sich fast an jedem gut gefärbten Schnitt von passender Dicke durch eine reife oder fast reife Fadenzelle ohne Schwierigkeit auffinden (Fig. 59).

Gehen wir von den kleinen homogenen, fuchsinophilen Sekretgranula aus, so sehen wir diese zuerst an Grösse beträchtlich

zunehmen, offenbar durch Stoffaufnahme aus dem umliegenden homogenen Plasma. Wie die peripherischen Granula in der „Körnermütze“ der jungen Fadenzellen (vgl. oben) nehmen sie dabei eine unregelmässige Form an; einige werden mehr scheibenförmig, andere mehr kegel-, halbkugel- oder napfförmig. In den anfänglich gleichmässig gefärbten Granula wird jetzt gleichzeitig mit ihrer weiteren Grössenzunahme ein auffälliger Farbenunterschied zwischen ihrer zentralen und peripherischen Partie sichtbar. Die erstere verliert allmählich ihre Affinität zu dem Säurefuchsin und Kristallviolett und erscheint deswegen in den Altmann-Präparaten (Fig. 57—59) zuerst rötlichgelb, später reiner gelb, ebenso wie sie nach Bendas Methode eine immer deutlichere Alizarinfärbung aufweist. Die peripherische Partie bleibt aber von den beiden oben genannten Farbstoffen intensiv gefärbt und setzt sich als ein sichel-, reifen- oder schalenförmiges Randkörperchen von dem blasser gefärbten zentralen Teil des Granulums immer schärfer ab.

Die oben beschriebenen Veränderungen des färberischen Verhaltens der anwachsenden Granula beruhen offenbar auf einer Differenzierung ihrer Substanz in zwei Hauptbestandteile, die sich bald auf die Weise voneinander sondern, dass der eine sich in dem zentralen Teil des Granulums, der andere aber an seiner Peripherie ansammelt.

Ähnliche Differenzierungsvorgänge ursprünglich homogener Zellgranula, Sekretgranula wie Dotterkügelchen, sind uns bereits von mehreren anderen Objekten bekannt. Es soll hier nur auf die interessanten Untersuchungen von M. Heidenhain (1890) an den Zellen der Beckendrüse von Triton, auf die Beobachtungen Fleischers (1904) an den Zellen der Tränendrüse des Rindes und Hirschlers (1913) über die Entwicklung der Dotterkügelchen des Ascariseies hingewiesen werden. Auch in den verschiedenen Granula, deren Entwicklung die genannten Autoren schildern, findet eine Differenzierung in zwei Substanzen statt, von denen die eine schwächer färbbar ist und zentral zu liegen kommt, während die andere sich mittels verschiedener Farbstoffe, zum Teil genau derselben wie der von uns benutzten, intensiv färbt und die erstere allseits oder nur von der einen Seite umgibt.

Trotz dieser ursprünglichen Übereinstimmung verläuft die weitere Differenzierung der Sekretgranula der Fadenzellen auf

eine Weise, die von jener der oben erwähnten Granulaformen sehr verschieden ist. Die fuchsinophilen Randkörper bekommen allmählich in sämtlichen Granula Reifen- oder Gürtelform, indem auch die halbkugel- und kegelförmigen Granula sich bei Zunahme ihres Durchmessers mehr oder weniger abplatteten. An etwas älteren Granula bemerkt man, dass der Randreif immer an einer Stelle dünner ist. Hier erfolgt auch bald eine Durchschnürung seiner Substanz. Bei genauer Beobachtung wird man nun gewahr, dass die beiden Enden des geöffneten Reifens in der Regel nicht in derselben Ebene gelegen sind, dass vielmehr das Randkörperchen eine halbe oder eine ganze, mehr oder weniger steil aufsteigende Schraubenwindung bildet. Bald sieht man nun, dass das eine Ende des Reifens, das gewöhnlich fein zugespitzt ist, sich von dem blasser gefärbten, weicheren „Restkörper“ losmacht und als feiner Faden frei auswächst. Dieser Faden hat entweder einen leicht geschlängelten Verlauf, ähnlich wie die Fädchen, die wir in den jungen Zellen, auch mit Sekretgranula in Verbindung vorfanden, oder er ist, was häufiger der Fall ist, wie der Randreif selbst spiralgewunden. Indem der Faden an Länge zunimmt, wird der Randreif selbst, auf dessen Kosten offenbar dieses Wachstum stattfindet, immer dünner und vom Faden immer weniger deutlich abgesetzt. Auf diese Weise gibt jeder Randreif eines Granulum zur Bildung eines feinen, gewundenen primären Sekretfädchens Anlass, das sich jetzt von dem Restkörperchen des Granulum vollständig löst. Das letztere rundet sich dabei ab, scheint aber keine weiteren Veränderungen durchzumachen, sondern nur als passiver Inhaltkörper in der zentralen Partie der Zelle aufgespeichert zu werden.

Wenden wir uns jetzt mit unserer Kenntnis von der Differenzierung der Sekretgranula in den älteren Fadenzellen, wo die Verhältnisse (Grösse der einzelnen Granula sowie der oft beträchtliche Abstand derselben voneinander) uns gestatten, den ganzen Prozess, der zur Bildung der feinen primären Sekretfädchen führt, Schritt für Schritt zu verfolgen, wieder einmal zu dem Studium der Entwicklung der in den jungen Fadenzellen zuerst auftretenden Sekretfädchen, so werden wir auch hier feststellen können, dass die Fädchen im Prinzip auf dieselbe Weise gebildet werden wie in den grösseren Zellen, insoweit sie in beiden Fällen aus fuchsinophiler Granulasubstanz entstehen (vgl. Fig. 43). Die Sekret-

granula, die zur Bildung der ersten Sekretfädchen der jungen Zelle Anlass geben, lassen aber keine vorausgehende Differenzierung ihrer Substanz in einen Randkörper und einen schwächer gefärbten Zentralkörper unterscheiden, ebensowenig wie sich überhaupt ein Restkörper des Granulum nach der Fadenbildung nachweisen lässt. Es scheinen demnach die ersten Sekretfädchen der Fadenzellen aus der ganzen, homogenen Substanz kleiner fuchsinophiler Sekretgranula gebildet zu werden, während, wie wir gesehen haben, in älteren Zellen nur gewisse Teile viel grösserer Granula für die Fadenbildung das Material liefern. Es mag wohl sein, dass die grössere Feinheit, die geringere Färbbarkeit und der mehr gestreckte Verlauf der zuerst auftretenden Sekretfädchen hiermit in Zusammenhang stehen können.



Fig. M.

Fadenzelle. Die unterhalb der dünnen Fädchen gelegenen Sekretgranula nicht eingezeichnet. Fixierung der Haut mit Sublimat-Essigsäure, Färbung mit Heidenhains Hämatoxylin. Vergr. wie Fig. C.

An der Oberfläche der körnigen, beim ersten Blicke an einen Maiskolben erinnernden Inhaltkörper der grossen und mittelgrossen Fadenzellen, innerhalb deren die Bildung der primären Sekretfädchen auf die oben geschilderte Weise vorsichgeht, verlaufen, vorwiegend zur Längsachse der Zelle parallel, lange, dünne, schön spiralig gewundene Sekretfäden (vgl. Fig. M), die offenbar aus den Primärfädchen hervorgegangen sein müssen. Auf welche Weise sind sie nun aus diesen gebildet worden?

Man hätte glauben können, es wäre verhältnismässig leicht, hierüber volle Klarheit zu gewinnen. Dem ist aber nach unseren Erfahrungen nicht so. Zwar wird man nicht ganz selten Fädchen auffinden, die an einer oder an mehreren Stellen ge-

ringe, aber unverkennbare Veränderungen ihres Kalibers aufweisen, und deren Bau somit die Annahme, sie seien durch endweises Verkleben mehrerer primären Sekretfädchen hervorgegangen, sehr nahelegt. Es gelingt aber auch bei genauer Untersuchung zahlreicher Fädchen nur äusserst selten solche aufzufinden, die eben im Begriff sind, sich auf diese Weise zu vereinigen. In Fig. 59b sind zwei derartige Fädchen, deren feine, etwas zugespitzte Enden sich augenscheinlich eben gefunden haben, wiedergegeben.

Dass Bilder einer Verklebung primärer Sekretfädchen nicht häufiger angetroffen werden, mag wohl zum Teil in der Schwierigkeit der Untersuchung liegen. An den dünnen Schnitten, die eine Beobachtung des feineren Baues der Sekretfädchen gestatten, wird man natürlich die einzelnen der zahlreichen zwischen den Granula verlaufenden und sich oft überkreuzenden Fädchen nur kurze Strecken mit Sicherheit verfolgen und eventuell vorkommende Verklebungsstellen derselben deshalb übersehen können. Vor allem liegt aber der Grund darin, dass die spiralgewundenen dünnen Fädchen, die man in den grösseren Fadenzellen auf der Oberfläche der Körneransammlung und auch innerhalb derselben antrifft, in den meisten Fällen sicher nicht durch sekundäre Verklebung mehrerer, aus verschiedenen Sekretgranula frei auswachsender Einzelfädchen, sondern von zahlreichen Sekretgranula in Gemeinschaft gebildet worden sind. Um das zu verstehen, brauchen wir uns nur daran zu erinnern, dass die gleich grossen Sekretgranula in der Körneransammlung der Fadenzellen etwa wie die Münzen einer Geldrolle angeordnet sind. Wenn nun diese in Reihen gestellten Granula sich gleichzeitig auf die oben genauer beschriebene Weise differenzieren, so werden die freien Enden ihrer spiralgewundenen Randreifen sich untereinander berühren und, weil sie offenbar aus einer klebrigen Substanz bestehen, gleich zusammenfliessen (Fig. 45 u. 59 c). Auf diese Weise bildet sich aus jeder Körnerreihe ein zusammenhängender, schraubenförmiger Sekretfaden, dessen Länge von der Anzahl der miteinander verklebten Randreifen abhängen wird.

Die freien Sekretfädchen, welche an der Oberfläche, sowie innerhalb des körnigen Inhaltskörpers der Fadenzellen vorgefunden werden, und deren Ursprung uns oben beschäftigt hat, werden nach aussen, gegen die Peripherie der Zelle, wieder von mehreren Schichten dickerer Fadenschlingen umgeben, die verschiedenen

Kalibers sind und zur Hauptachse der Zelle eine sehr wechselnde Orientierung aufweisen können.

Schon bei der Schilderung des Entstehens des dicken Sekretfadens der ganz jungen Fadenzellen wurde erwähnt, dass derselbe durch Vereinigung mehrerer dünnen Fädchen gebildet wurde. Dass nun auch bei der weiteren Entwicklung der Fadenzellen dicke Fadenschlingen durch immer fortgesetzte longitudinale Verklebung dünner Fäden gebildet werden, lässt sich leicht an fast jedem Schnitte durch eine ältere Fadenzelle feststellen. Es genügt hier auf die verschiedenen Abbildungen der Tafel VI u. VII hinzuweisen, an denen man auch sehen wird, dass dickere Fäden sich bald durch Vereinigung zweier mitteldicken Fäden bilden, bald durch gleichzeitiges Aneinanderlegen und nachfolgende Verklebung mehrerer dünnen Fäden hervorgehen.

Dass die dicksten Fadenschlingen der Oberfläche der Zelle immer am nächsten gefunden werden, die dünneren aber im Innern, und zwar je dünner, desto tiefer in der Zelle, wird durch ihre Entstehungsweise leicht verständlich.

Wie wir uns aus der Beschreibung der jungen Fadenzellen erinnern werden, waren die Sekretgranula innerhalb des Granulakörpers um die Zentropasmakugel konzentrisch angeordnet, und zwar auf die Weise, dass die grössten Granula die Peripherie des Körpers einnahmen, die kleinsten aber dem Zentroplasma am nächsten lagen. Innerhalb der einzelnen Körnerlagen zeigten die Granula im Ganzen denselben Entwicklungsgrad. Von den grössten, peripher gelegenen Granula nahm die Fadenbildung ihren Beginn, allmählich reiften die Granula der inneren Lagen, nahmen an Grösse zu, pressten die zuerst gebildeten Fäden gegen die Oberfläche der Zelle und gaben ihrerseits zu Fadenbildung Anlass. Diese stufenweise erfolgende Reifung der Sekretgranula muss, wie leicht einzusehen ist, eben zu einer Anordnung der aus ihnen gebildeten Fäden führen, wie wir sie in den älteren Zellen auch vorfinden.

Wenn man die fast zahllosen Sekretgranula und die vielen dicken und dünnen Fadenschlingen der älteren Fadenzellen mit der gesamten Anzahl der fuchsinophilen Plasmaelemente der jungen Zellen zusammenhält und gleichzeitig bedenkt, dass aus jedem f. en Plasmafaden nur zwei oder drei, höchstens vier Sekretgranula hervorgingen, so wird man keine Zählungen der verschiedenen

Elemente nötig haben, um sich sofort sagen zu können, dass die paraplastischen Bildungen der älteren Zellen von den in den jungen Zellen vorhandenen Plasmaelementen allein unmöglich stammen können. Eine genauere Untersuchung der Fadenzellen ergibt nun auch, dass in ihnen gleichzeitig mit der Bildung der Sekretgranula und ihrer weiteren Differenzierung eine immer fortgesetzte Neubildung fuchsinophiler Plasmaelemente statthat. Diese Neubildung hat in der Nukleolarsubstanz der Zellkerne ihre Quelle.

Schon die ganz jungen Fadenzellen zeichneten sich, wie wir uns erinnern, durch ihre grossen, oft in Zweizahl vorhandenen Nukleolen aus (vgl. Fig. 35—37). Während der weiteren Entwicklung der Zellen wird die Zahl der Nukleolen durch Wachstum und Teilung der schon vorhandenen, vielleicht auch durch Bildung neuer innerhalb des feinen Kernnetzes, bald erheblich vermehrt (Fig. 39). Die Teilung der Nukleolen findet in den Fadenzellen im Prinzip auf ganz ähnliche Weise wie in den indifferenten Bildungszellen statt. Nur scheinen in den Fadenzellen viel häufiger als in den genannten Zellen aus einem grossen Nukleolus gleichzeitig eine beträchtliche Anzahl kleiner Nukleolen gebildet zu werden (Fig. 60—64), so dass der grosse Nukleolus einem Stechapfel ähnlich aussehen kann.

Das Auftreten der kleinen sprossenähnlichen Auswüchse an der Oberfläche der grösseren Nukleolen und ihre allmähliche Lostrennung von denselben lässt sich an diesen Zellen mit besonderer Deutlichkeit Schritt für Schritt verfolgen, erstens weil die Verhältnisse in ihren grossen Kernen so ausserordentlich übersichtlich sind, zweitens aber wegen eines speziellen Verhaltens bei der Entwicklung dieser Zellen.

Es wurde schon oben bei der Schilderung der eigentümlichen Kern- und Plasmaveränderungen der jungen Zellen, die sich zu Fadenzellen entwickeln, hervorgehoben, dass diese Veränderungen immer die beiden aus einer Zelle hervorgehenden Tochterzellen betrafen. Hieraus folgt auch, dass die Fadenzellen in der Haut immer paarweise auftreten. In den zum selben Paare gehörigen Zellen findet man nun, dass sowohl die Sekretbildung, wie die Kernveränderungen ziemlich genau miteinander Schritt halten. Wenn man z. B. im Kerne der einen Zelle eine Bildung zahlreicher Knospen an dem grossen Nukleolus vorfindet, so wird man regel-

mässig auch am Nukleolus der anderen Zelle ähnliche Knospen beobachten können. Nur können diese in ihrer Entwicklung denjenigen der ersteren Zelle ein bisschen vor oder nach sein. Das ist eben mit den in nebenstehender Fig. N wiedergegebenen

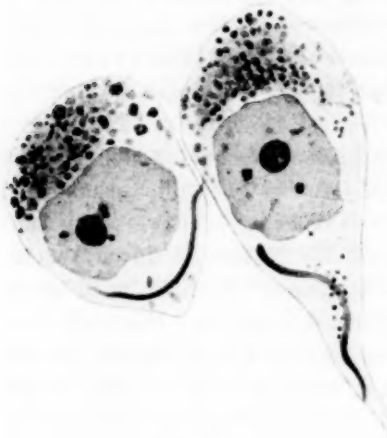


Fig. N.

Zwei junge Fadenzellen. Fixierung der Haut in der Flüssigkeit von Flemming-Benda. Färbung mit Säurefuchsin-Thionin-Aurantia. Vergr. wie Fig. C.

jungen Fadenzellen der Fall.

In der linken Zelle, von der nur der obere Teil des Zellkörpers vom Schnitte getroffen ist, sind vier kleine Nukleolarkörper sichtbar, die sämtlich mit dem Hauptnukleolus durch feine, schwächer gefärbte Fäden im Zusammenhang stehen. In der rechten Zelle sind vier kleine nukleolenähnliche Körper um den Hauptnukleolus gruppiert. Von ihnen ist nur einer mit letzterem verbunden, die übrigen drei, von denen wieder zwei etwas grösser sind und von dem Hauptnukleolus etwas weiter entfernt liegen, zeigen keine solchen Verbindungen mit

diesem. Offenbar ist hier in der letzteren Zelle der Teilungsvorgang des grossen Nukleols demjenigen in der Schwesterzelle ein klein wenig vorausgeeilt.

Durch eine vergleichende Untersuchung des Verhaltens der Nukleolen solcher Schwesterzellen verschiedenen Entwicklungsgrads gelingt es ohne grössere Schwierigkeit ein zusammenhängendes Bild der Kernveränderungen der Fadenzellen zu gewinnen, und es lässt sich mit voller Sicherheit feststellen, dass die durch Teilung der grossen Nukleolen hervorgehenden kleineren Nukleolarkörper gegen die Kernmembran wandern, sich an diese anlegen und genau auf dieselbe Weise, wie es für die Bildungszellen beschrieben wurde, Teile ihrer Substanz durch die Membran ins Plasma ausstossen (Fig. 67). Es lässt sich weiter nachweisen, dass der Hauptnukleolus auch hier ohne Vermittlung kleinerer Teilstücke Substanzteile direkt durch die Kernmembran ausstossen kann (Fig. 65—66).

Die auf diese Weise ins Plasma übergetretene Nukleolarsubstanz lässt sich leicht an der Oberfläche der Kerne als kleinere oder grössere fuchsinophile Kügelchen nachweisen, die sich von den umliegenden Sekretgranula sowohl durch ihre geringere Grösse, wie durch ihre weniger intensive Färbung deutlich unterscheiden (Fig. 67—74). Die Kügelchen scheinen der äusseren Oberfläche der Kernmembran anzukleben; sehr oft lassen sie eine Anordnung in Reihen beobachten, und es kommen auch alle Übergänge zwischen Körnerketten und homogenen Fäden vor (Fig. 73—74). Ob nun aber sämtliche von den Nukleolen stammenden fuchsinophilen Kügelchen Plasmafäden bilden, und diese erst durch ihre Segmentierung Sekretgranula hervorgehen lassen, oder ob die kleinen Kügelchen sich direkt in Sekretgranula umbilden, ist ebenso schwer hier sicher zu entscheiden, wie in betreff der in den jungen Fadenzellen vorhandenen fuchsinophilen Plasmakörnchen. Dass aber eine nicht unbeträchtliche Anzahl der f. en Kügelchen wirklich Altmannsche Fäden bilden, scheint mir durch das häufige Vorkommen solcher an der Oberfläche des Kerns auch bei älteren Zellen bewiesen zu werden (vgl. Fig. 75).

Wie dem nun auch sei, darüber lassen unsere Präparate keinen Zweifel übrig, dass die aus den Kernen austretende Nukleolarsubstanz zur Bildung neuer Sekretgranula Anlass gibt. Diese Granula sammeln sich um die Zentriplasmakugel; offenbar üben die Zentriolen auf sie, wie auf alle Sekretgranula, eine anziehende Kraft aus. Im Innern der Körneransammlung machen sie dann ihre weitere Umbildung durch.

Während des Wachstums der Nukleolen und des Austretens der Nukleolarsubstanz ins Plasma werden auch in den älteren Fadenzellen mehr oder weniger tiefe Furchen an der Oberfläche des Kerns sichtbar (Fig. 70, 72).

Werfen wir mit unserer jetzigen Kenntnis der Kernveränderungen der älteren Fadenzellen und des Schicksals der aus dem Kern dieser Zellen austretenden Nukleolarsubstanz schliesslich nochmals einen Blick auf die Kernveränderungen der jungen Zellen, die sich zu Fadenzellen entwickeln sollen (vgl. Fig. 32—34), so verlieren dieselben viel von ihrer Fremdartigkeit und reihen sich den späteren Veränderungen der Fadenzellen in ungezwungener Weise an. Sie stellen die Einleitung zu den Vorgängen dar, durch welche das Material für die Bildung der kolossalen Mengen

paraplastischer Einschlüsse, welche diese Zellen charakterisieren, herbeigeschafft wird.

Die Grösse des Kerns bleibt während der Sekretansammlung in der Zelle unverändert. Durch den Druck der an Zahl und Grösse rasch zunehmenden Sekretgranula und Sekretfäden wird der Kern aber, wie schon früher erwähnt, allmählich tiefer in die Zelle hinabgedrängt und schliesslich in deren basalen Teil heruntergepresst. Hier wird er auch in der reifen Fadenzelle vorgefunden (Fig. 57). Seine Gestalt hat sich während der Sekretansammlung zu der eines liegenden Ovoids oder einer Schale verändert; sein feinerer Bau hat sich aber während der ganzen Zeit merkwürdig unverändert erhalten. Erst in den fast reifen Zellen scheint die Vermehrung der Nukleolarsubstanz innerhalb der Kerne und die Ausstossung von Nukleolarsubstanz ins Plasma ganz aufzuhören.

Die reifen Fadenzellen (vgl. Fig. 50—51, 57) sind in der Regel birnförmig. Ihr schmäleres Fußstück sitzt dem Corium auf oder reicht zwischen den Zellen der Basalschicht der Epidermis herunter, während ihr oberer, breiter Teil sich gegen die Oberfläche der Epidermis hervorbaucht, die Nachbarzellen komprimierend und zur Seite schiebend. Wie Retzius (1905) hervorhebt, bieten diese reifen Fadenzellen mit ihren schönen, guirlandenförmig verlaufenden Fadenschlingen, die in mehreren Schichten übereinander angeordnet sind, Bilder unvergleichbarer Zierlichkeit. „Abbildungen können“, wie Retzius sagt, „jedoch von der Schönheit der Anordnungen dieser Fäden nur eine Andeutung geben. Die Natur ist mit allen ihren wunderbaren Variationen noch viel zierlicher und hübscher.“

Von dem Vorhandensein eines undifferenzierten Plasmas in den älteren Fadenzellen sehen wir in den Schnittpräparaten sehr wenig. Der Zellkörper scheint von den paraplastischen Einschlüssen fast vollkommen ausgefüllt zu werden. Wo Zwischenräume zwischen den Fäden und den Granula beobachtet werden, scheinen diese meistens leer zu sein. Nur im Innern der Körneransammlung vermag man hie und da, besonders dort, wo einige Sekretgranula bei der Präparierung ausgefallen sind, das Vorhandensein einer fast ungefärbten, pseudovakuolären homogenen Zwischensubstanz festzustellen, die offenbar Reste des sicher sehr wasserreichen undifferenzierten Plasmas dieser Zellen darstellt.

Wie in der Literaturübersicht erwähnt (S. 122), gelang es Retzius in seinen zahlreichen Präparaten nur ein einziges Mal eine Fadenzelle an die eigentliche Oberfläche der Haut reichend zu finden. Es war ihm dies sehr merkwürdig, und er weiss nicht, wie er es erklären könnte. Auch mir war es anfangs sehr auffallend, dass ich in meinen Präparaten zwar zahlreiche reife Fadenzellen sah, die mit ihren oberen Teilen zwischen den Zellen der obersten Epidermisschicht emporragten, keine aber vorfand, die im Begriff waren, ihren Inhalt an der Oberfläche zu entleeren. Ich versuchte mehrmals, die Tiere vor dem Töten auf verschiedene Weise zu erhöhter Hautsekretion zu reizen, was auch leicht gelang, das Resultat blieb aber betreffs der Fadenzellen dasselbe. In den letzteren Jahren sind mir aber in der Haut vieler Tiere, die auf ganz ähnliche Weise, wie die zuerst untersuchten, gefangen und fixiert wurden, zahlreiche Fadenzellen begegnet, die sich eben im Stadium der Sekretentleerung befanden (vgl. Fig. B).

Die grösste Anzahl solcher Zellen fand ich bei einem Tiere, das zusammen mit mehreren anderen im vorletzten Winter während der Nacht im Fjord bei Dröbak gefangen und mir den folgenden Tag in einem Eimer nach dem Institute zu Kristiana gesandt wurde. Das Tier war bei seiner Ankunft vollkommen lebendig und schwamm, bis es getötet wurde, im Wasser munter herum. Bei der Fixierung des Tieres wurde keine besonders starke Hautsekretion bemerkt. An den von der Haut dieses Tieres angefertigten Präparaten fiel mir aber sofort die grosse Anzahl der in Entleerung begriffenen Fadenzellen in die Augen. Bei genauerer Untersuchung der Schnitte gelang es mir auch an vielen Stellen noch nicht geschlossene Spalten in der Epidermis aufzufinden, welche, wie die in ihnen gelegenen Fadenreste zeigten, die Lage eben entleerter Zellen andeuteten. Eben bei diesem Tiere kam nun in den tiefen Zellenlagen der Epidermis die grösste Anzahl der oben beschriebenen jungen Zellen mit gelappten Kernen vor, die ich jemals bei einem Tiere gefunden habe. Da nun, wie wir oben gehört haben, die Fadenzellen sich eben aus solchen Zellen entwickeln, werden wir in der Annahme kaum fehl gehen, dass die grosse Zahl der letzteren bei dem erwähnten Tiere mit dem Zugrundegehen der zahlreichen Fadenzellen an der Oberfläche der Haut im Zusammenhang steht und eine dem hierdurch bewirkten Verlust entgegenwirkende reichliche Neubildung von Fadenzellen andeutet.

Wie schon die Bilder der vom Sekret erfüllten Zellen erwarten liessen, findet die Sekretentleerung der Fadenzellen auf ähnliche Weise wie diejenige der grossen bläschenförmigen Schleimzellen statt. Die Zellen der obersten Epidermisschicht, die die bauchigen Teile der Fadenzellen von der Oberfläche trennen und die oft plattgedrückt sind, werden schliesslich voneinander gezerrt, wonach der Inhalt der Fadenzelle nach dem Platzen der scheinbar sehr dünnen Zellmembran sich an der Oberfläche der Epidermis entleert und dem übrigen Hautsekret zumischt. Gleichzeitig mit dem Sekret wird häufig auch der Zellkern ausgestossen. In anderen Fällen kann er jedoch am Grunde des durch das Platzen der Fadenzelle in der Epidermis gebildeten kleinen Spalts zusammen mit einigen Sekretresten gefunden werden. Hier geht er jedoch scheinbar rasch zugrunde, und der Spalt schliesst sich.

Die Fadenzellen gehören nach dem oben Angeführten zu den sogenannten holocrinen Drüsenzellen, deren Leben nur eine Sekretionsperiode repräsentiert, und die mit der Sekretentleerung zugrunde gehen.

Welches die Ursachen sind, die es bedingen, dass man einmal keine einzige Fadenzelle bei einem Tiere in Sekretentleerung vorfindet, ein anderes Mal dagegen eine ganze Anzahl, darüber vermag ich leider nichts auszusagen. Dass die Fäden dieser Zellen dieselbe Aufgabe wie die an sie in vielen Hinsichten erinnernden Fäden der sogenannten Müllerschen Körper der Schleimsäcke haben, diejenige nämlich, dem Hautsekret eine grössere Zähigkeit mitzuteilen, scheint sehr wahrscheinlich.

Wie Retzius hervorhebt, finden sich die Fadenzellen in grosser Zahl in der Körperhaut (vgl. Fig. 2), am Kopfe fehlen sie aber, ebenso auch am Rande der Rücken- und Bauchsäume.

2. Die grossen Schleimzellen.

Wie der Bau der grossen Schleimzellen, mit jenem der Fadenzellen verglichen, sich durch grössere Einfachheit auszeichnet (vgl. Kap. 2), so gestaltet sich auch ihre Entwicklung auf sehr viel einfachere Weise als die der letztgenannten Zellen.

Einen guten Überblick über die Hauptzüge dieser Entwicklung liefern Schnitte durch die Epidermis, welche nach Fixierung der Haut in Flemmings Flüssigkeit mit Delafields Hämatoxylin, Safranin und Pikrinsäure gefärbt wurden. Nach dieser

Färbung hat das Protoplasma der indifferenten Bildungszellen einen hellgelben Farbenton angenommen, und ihre Plasmakapsel tritt sehr deutlich hervor (vgl. Fig. 3). Die grossen bläschenförmigen Schleimzellen sind aber vom Hämatoxylin fast ganz und gar dunkelviolettfärbt, nur in ihrer Mitte findet sich ein unregelmässiger, sternförmiger, hier vom Safranin rot gefärbter Körper, der von früheren Untersuchern beschriebene Kernrest.

Bei genauerer Untersuchung solcher Präparate wird man bald unter den Zellen der tieferen Lagen der Epidermis auf einige Zellen aufmerksam, deren Grösse mit derjenigen ihrer Nachbarn übereinstimmt, bei denen aber ein kleiner Teil des Zelleibs vom Hämatoxylin violett gefärbt ist und somit offenbar Schleim enthält (Fig. 76). Im Gegensatz zu den Nachbarzellen, von denen die ganz überwiegende Mehrzahl ovoide Kerne haben, deren Hauptachse senkrecht auf der Oberfläche des Coriums steht, zeigen die Mucin enthaltenden Zellen sphärische Kerne, die sich durch eine auffallende lichte Farbe, welche ihrem Reichtum an Kernsaft offenbar zugeschrieben werden muss, und ihre grossen Nukleolen auszeichnen. Auch der Zelleib selbst hat eine mehr abgerundete Gestalt, als bei denjenigen ihrer Nachbarzellen, welche nicht in Teilung begriffen sind oder sich für eine solche vorbereiten. Das Protoplasma der erwähnten Zellen zeigt eine ähnliche Sonderung in zwei Schichten wie das Plasma der Bildungszellen, und es lässt sich leicht nachweisen, dass die mit Hämatoxylin violett gefärbte Partie desselben dem Endoplasma angehört. An der Grenze der beiden Plasmaschichten wird aber keine eigentliche Plasmakapsel vorgefunden.

Die hier geschilderten Zellen stellen die jüngsten mittels unserer Methode sicher nachweisbaren Entwicklungsstadien der grossen Schleimzellen dar.

Während wir in den jungen Fadenzellen die Sekretbildung immer im oberen Polteile der Zellen beginnen sahen (vgl. oben S. 160), lehrt die Beobachtung zahlreicher junger Schleimzellen, dass die Stelle, wo die Sekretbildung hier zuerst innerhalb des Endoplasmas anfängt, keine bestimmte Orientierung zum Kerne hat, sondern bald an seinen Seiten, bald an seinem oberen, bald an seinem unteren Pole gelegen sein kann.

Die weitere Entwicklung der grossen Schleimzellen wird durch eine immer fortgesetzte Mucinablagerung innerhalb des

Endoplasmas der Zellen gekennzeichnet. Während derselben bekommt der Kern bald eine exzentrische Lage und wird vom Sekrete dellenförmig eingedrückt. Gleichzeitig nimmt die Zelle an Grösse rasch zu, wobei die Ektoplasmaschicht immer mehr gedehnt wird und schliesslich nur eine dünne Membran um die Zelle bildet (Fig. 77—80).

Während der fortgesetzten Sekretansammlung erleiden nun die Kerne der Schleimzellen tiefgreifende Veränderungen sowohl ihrer Gestalt, wie ihres Baues. Bei der Verfolgung dieser Veränderungen werden uns neben den erwähnten Hämatoxylinpräparaten auch Schnitte, die nach Fixierung mit den Gemischen von Flemming-Benda oder Champy mit Säurefuchsin-Thionin-Aurantia oder Eisenhämatoxylin gefärbt sind, wertvolle Hilfe leisten können.

Die erwähnten Kernveränderungen werden durch das Auftreten kleiner zackiger Unebenheiten an der früher glatten Oberfläche des Kerns eingeleitet. Diese Zacken werden immer an der dem Sekret zugekehrten Seite der Kernmembran zuerst sichtbar und entwickeln sich rasch zu kleineren und grösseren spitzigen Fortsätzen, die sich als feine, oft geteilte Fäden, welche miteinander zur Bildung eines unregelmässigen Maschenwerks in Verbindung treten, tief in die Sekretmasse hinein fortsetzen. Während der Entwicklung dieser Fortsätze nimmt der Kern an Grösse erheblich ab und bekommt an Durchschnitten Sichelform (Fig. 87—89). Gleichzeitig verliert er seine lichte Farbe, indem er einen immer dichteren und kompakteren Bau bekommt. Die Kernfortsätze und ihre fadenförmigen Verlängerungen fangen jetzt allmählich an, sich, ähnlich wie das grosse Kernkörperchen, mit dem Safranin oder dem Säurefuchsin rot zu färben (Fig. 90), und nach einiger Zeit zeigt auch ein immer grösserer Teil des Kerns selbst diese Veränderung seines färberischen Verhaltens, so dass schliesslich der ganze Kern von den erwähnten Farbstoffen rot gefärbt wird (Fig. 91). Während dieser Veränderung der Kernsubstanz ändert sich auch die Lage des Kerns. Wie oben erwähnt, bekam der Kern infolge der Sekretablagerung innerhalb des Endoplasmas schon sehr früh in der Entwicklung der Schleimzellen eine exzentrische Lage. Diese Lage behält er auch lange Zeit unverändert bei (Fig. 78—79, 87—90). Wenn aber seine Grösse durch die Entwicklung der beschriebenen Fortsätze erheblich verkleinert worden ist, und

sein kompakter Restkörper safranophil und fuchsinophil geworden, wird er von der Zellmembran allmählich abgehoben (Fig. 91) und ins Innere der Sekretansammlung geführt, wo er von jetzt an immer vorgefunden wird (Fig. 92).

Der in der Mitte der grossen Schleimzellen gelegene Kernrest zeigt eine äusserst unregelmässige Gestalt, die sich mit derjenigen einer Knochenzelle am besten vergleichen lässt. Von seiner Oberfläche strahlen nach allen Seiten Ausläufer verschiedener Mächtigkeit aus, die miteinander anastomosierend um den Zentralkörper ein unregelmässiges Maschenwerk bilden (Fig. 92, Textfig. O).

In den Schnittpräparaten lässt das Sekret einen vakuoligen oder fädigen Bau erkennen. Die Fäden, welche immer stärker als die zwischen ihnen liegende Substanz gefärbt sind, hängen mit den feinen Enden der Kernfortsätze oder der Zellmembran zusammen und strahlen in den grösseren Schleimzellen von dem zentralgelegenen Kernrest aus. Retzius fasst diese Fäden als das „Stromanetzwerk“ der Zellen auf. Diese Deutung ist aber, wie ich

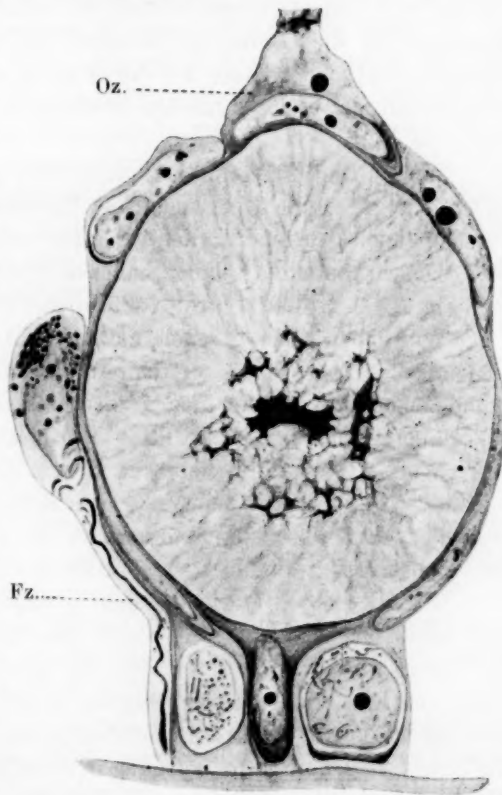


Fig. O.

Reife Schleimzelle unmittelbar vor der Entleerung. Fz. junge Fadenzelle, Oz. kleine Schleimzelle der oberflächlichsten Lage der Epidermis. Fixierung der Haut mit der Flüssigkeit von Flemming-Benda, Färbung mit Säurefuchsin-Thionin-Aurantia. Vergr. wie Fig. C.

glaube, kaum zutreffend. Das Sekret der Schleimzellen zeigt in frisch untersuchtem Material eine völlig homogene Struktur und bildet einen einzigen grossen Sekrettropfen. Die innerhalb desselben in fixiertem Material nachweisbaren Fäden verdanken meiner Meinung nach bei der Fixierung bewirkten Fällungen ihre Entstehung.

Wie von Retzius geschildert, üben die grossen Schleimzellen bei ihrem Wachstum einen immer stärkeren Druck auf die sie umgebenden Nachbarzellen aus, so dass diese samt ihren Kernen mehr oder weniger abgeflacht werden. Dass der Druck nicht nur auf die Gestalt indifferenter Bildungszellen und kleiner Schleimzellen, sondern auch auf die in der Nachbarschaft gelegenen Fadenzellen sich geltend machen kann, lehrt das in Fig. O wieder-gegebene Bild.

Wie in Kap. 2 geschildert, rücken die grossen Schleimzellen allmählich gegen die Oberfläche der Epidermis herauf, indem sie die über ihnen gelegenen Zellen nach der Seite schieben. Nachdem sie die Oberfläche erreicht haben, bauchen sie sich über dieselbe hervor (vgl. Fig. B). Jetzt platzt ihre Membran, und ihr Inhalt wird entleert.

Wir haben oben gesehen, dass die Entwicklung der grossen Schleimzellen von ihrem ersten Anfang an bis zu ihrem Zugrundegehen durch eine immer fortgesetzte Sekretbildung und Sekretablagerung innerhalb ihres Protoplasmas, die eine sehr beträchtliche Grössenzunahme der Zellen zur Folge hat, gekennzeichnet wird. Als die neben dieser Sekretablagerung am meisten bemerkenswerte Erscheinung innerhalb der Zellen haben wir eine stufenweise vorschreitende Degeneration des Zellkerns vorgefunden.

Wie aus der Literaturübersicht in Kapitel 2 hervorgeht, sind auch einige frühere Untersucher auf die allmähliche Degeneration der Kerne dieser Zellen aufmerksam geworden, und Maurer (1895) hat als erster diesen Vorgang zu der Sekretbildung innerhalb der Zellen in kausale Beziehung zu bringen versucht. Nach ihm spielt sich der ganze Vorgang der Sekretbildung in folgender Weise ab: „An einer indifferenten Epidermiszelle mit ovalem Kern und feinkörnigem Plasmakörper treten Teile der Kerne in das umgebende Protoplasma aus und regen eine perinukleäre Schleimbildung an. Dadurch wird ein schleimhaltender Zellkörperteil und ein feinkörniges Ektoplasma unterscheidbar. Nun treten immerfort Kernsubstanzteile ins Plasma, rascher als sie durch Vereinigung mit dem Endoplasma zu Schleim umgebildet werden

können. So entsteht um den Kern ein wabiges Endoplasma, welches Teile der Kernsubstanz enthält, und an dessen Oberfläche findet fortwährend eine allmähliche Weiterbildung von Schleim unter Berstung der kleinen, das Endoplasma zusammensetzenden Bläschen statt. Hierdurch wird einerseits der Schleim vermehrt und dadurch die Zelle vergrößert, andererseits das wabige Endoplasma allmählich aufgebraucht, wenn der Kern sich aller disponiblen Substanz entledigt hat, und so verschwindet allmählich unter Schleimbildung das Endoplasma und der Kern, und es bleibt ein unregelmässiger Schollen von Kernrest in der Zelle liegen“ (S. 35).

Obwohl unsere oben mitgeteilten Ergebnisse über die Kernveränderungen und die Sekretbildung der grossen Schleimzellen von dieser Darstellung Maurers in mehreren wichtigen Punkten abweichen, indem sie unter anderem deutlich zeigen, dass Maurer das Kernkörperchen der Schleimzellen fälschlich als ihren Kern, den übrigen Teil des letzteren aber als ein „Endoplasma“ aufgefasst hat, und dass auch eine Schilderung der Schleimbildung, als auf der Berstung kleiner, von dem „Endoplasma“ austretender Bläschen beruhend, wenig zutreffend ist, so scheint es doch aus unseren Beobachtungen hervorzugehen, dass während der Sekretbildung ein Austreten gelöster Kernbestandteile ins Plasma stattfindet, und dass es eben dieser Vorgang ist, welcher schliesslich zum Absterben des Kerns führt. Auch legen viele der beobachteten Bilder die Annahme nahe, dass zwischen der Substanzabgabe des Kerns und der Sekretbildung innerhalb des Plasmas ein kausaler Zusammenhang bestehe. Auf welche Weise aber sich die aus dem Kern austretende Flüssigkeit an der Sekretbildung beteiligt, darüber haben uns diese Bilder, ebensowenig wie diejenigen, auf welche sich Maurer in seiner oben zitierten Arbeit beruft, irgend welche sicheren Aufschlüsse zu liefern vermocht.

Nach unserer Kenntnis von der Entwicklung der Fadenzellen und der maßgebenden Rolle, welche die fuchsinophilen Plasmaelemente bei der Bildung des Sekrets dieser Zellen spielen, muss es auf der Hand liegen, nach dem Vorkommen ähnlicher Elemente auch in den grossen Schleimzellen zu suchen, und falls sie hier nachgewiesen werden können, ihr näheres Verhalten einer eingehenden Prüfung zu unterwerfen. Zu diesem Zwecke wollen wir dieselben Schnittserien, die uns bei der Untersuchung der Entwicklung der Fadenzellen gute Dienste leisteten, wieder vornehmen.

Die jungen Schleimzellen sind in diesen Präparaten, auch bevor die Sekretbildung innerhalb ihres Zelleibs angefangen hat, leicht kenntlich. Von den indifferenten Bildungszellen unterscheiden sie sich durch eine eigentümliche lichte Farbe ihrer Kerne und durch ihre grossen Nukleolen, sowie durch den Mangel einer deutlichen Plasmakapsel (vgl. Fig. 81—83), von den jungen Fadenzellen aber durch die Sonderung ihres Plasmas in zwei Schichten, sowie dadurch, dass sie nicht wie diese Zellen paarig auftreten. Zwischen den jungen Bildungszellen und den jungen Schleimzellen lassen sich verschiedene Übergänge beobachten, welche beweisen, dass die letzteren aus den ersteren hervorgehen. Die jüngsten als solche sicher erkennbaren Schleimzellen haben, wie die jungen Bildungszellen, ovoide Kerne. Allmählich runden sich aber die Kerne ab und bekommen sphärische Gestalt (Fig. 84). Beim Anfang der Sekretbildung zeigen sie regelmässig diese letztere Form (vgl. Fig. 76).

In allen jungen Schleimzellen wird nun, ganz wie in den indifferenten Zellen der Epidermis, eine wechselnde Anzahl kleinerer und grösserer fuchsinophiler Körnchen und Fäden innerhalb ihres Endoplasmas vorgefunden (Fig. 81—84). Hier wie dort treten die Körnchen teils einzeln, teils zu kleinen Ketten miteinander vereinigt auf. Die Zahl der Körnerketten ist in älteren Zellen mit sphärischen Kernen grösser als in jungen mit ovoiden Kernen. Auch Fäden, sowie Übergangsformen zwischen Fäden und Ketten, sind in jenen Zellen häufiger anzutreffen. Neben den fuchsinophilen Plasmaelementen wird eine geringe Anzahl lipoider Granula vorgefunden (vgl. Fig. 82).

Wie sich leicht feststellen lässt, findet in den Kernen der jungen Schleimzellen eine rasche und sehr beträchtliche Vermehrung der Nukleolarsubstanz statt. Dies Wachstum der Nukleolen führt nun, ganz wie in den indifferenten Bildungszellen der Epidermis und in den Fadenzellen, zu einer Teilung derselben und zu einem Austreten von Nukleolarsubstanz durch die Kernmembran ins Plasma (Fig. 82—86). Neben den kleineren oder grösseren Nukleolen, welche unterhalb der Kernmembran gefunden werden, und von welchen ein Austreten f. er Substanz ins Plasma stattfindet (vgl. Fig. 82 u. 86), wird in den jungen Schleimzellen, ähnlich wie in den Bildungszellen und den Fadenzellen, manchmal auch ein Austreten solcher Substanz aus kleineren, wie die Nukleolen ge-

farbten Teilen des Kerninhalts beobachtet, von denen es zweifelhaft sein kann, ob sie als echte Nukleolen oder als Netzknoten aufgefasst werden sollen (vgl. Fig. 81 u. 83).

Das weitere Schicksal der aus den Kernen ausgewanderten Nukleolarsubstanz ist in den Schleimzellen ebenso schwer wie in den indifferenten Bildungszellen zu verfolgen. Auch hier gilt es nämlich von diesen Körperchen, dass sie nach dem Verlust ihres Zusammenhangs mit den innerhalb der Kernmembran gelegenen Nukleolen von den im Endoplasma schon vorhandenen f. en Elementen durch keine Kennzeichen unterschieden werden können. Der Umstand aber, dass man in etwas älteren Schleimzellen (vgl. Fig. 84—85) in der Regel eine grössere Anzahl f. en Plasmaelemente als in ganz jungen Zellen (vgl. Fig. 81—82) vorfindet, scheint auch in betreff dieser Zellen zugunsten der Auffassung, dass durch die Ausstossung von Nukleolarsubstanz eine Vermehrung der Plasmaelemente bewirkt wird, zu sprechen.

Über die feineren Vorgänge bei der Sekretbildung gestatten uns die oben besprochenen Präparate folgende weitere Tatsachen festzustellen. Die Sekretbildung wird durch ein Aussickern von Kernsaft ins Plasma eingeleitet. Dies Aussickern findet nur in einer begrenzten Partie der Kernoberfläche statt und zwar, wie es scheint, in derjenigen Partie, die dem Zentrum zugekehrt ist. Das Austreten von Kernsaft ins Plasma gibt sich durch ein Hellerwerden und eine Ausbreitung des betreffenden Bezirks des Endoplasmas und eine entsprechende Zunahme des Kerns an Dichtigkeit und Färbbarkeit zu erkennen. Besonders die letztere Veränderung lässt sich an Präparaten, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, auf das schlagendste demonstrieren. Die f. en Plasmaelemente, welche sich in dem Teile des Endoplasmas befinden, wo das Austreten des Kernsaftes stattgefunden hat, zeigen in der Regel Körnerform. Einige von ihnen haben eine bedeutendere Grösse als diejenigen, welche in der entgegengesetzten Partie des Endoplasmas liegen, und sind weniger intensiv als diese gefärbt (Fig. 86). Diese grösseren f. en Elemente werden bei genauerer Untersuchung innerhalb kleiner Vakuolen gefunden, deren Inhalt schon schwache Schleimreaktion zeigt. In einigen Fällen lässt sich feststellen, dass die f. en Elemente in der Wand der Vakuolen gelegen sind. Ob dies aber immer der Fall ist, wage ich nicht zu behaupten. Die erwähnten Vakuolen nehmen an Grösse zu,

ihre f. en Elemente verlieren dabei an Färbbarkeit und verschwinden bald vollkommen. Während der weiteren Sekretbildung fließen die Vakuolen dann zu einem immer grösser werdenden Sekrettropfen zusammen. Aus dem Kerne tritt aber, wie seine immer dichter werdende Struktur lehrt, fortwährend Kernsaft aus. Sehr wahrscheinlich deuten die oben erwähnten, an der Kernmembran zum Vorschein kommenden Fortsätze (vgl. Fig. 87—89) die Stellen an, wo das stärkste Aussickern von Kernsaft statthabte.

Die f. en Plasmaelemente nehmen während der fortgesetzten Sekretablagerung allmählich an Zahl ab. Am längsten lassen sie sich an der konvexen Fläche des Kerns in der hier gelegenen schmalen Endoplasmazone, sowie an der Oberfläche des Sekrettropfens nachweisen. Wenn der Kern aber schliesslich seine wandständige Lage aufgibt und ins Innere der Sekretmasse tritt, sind keine Plasmaelemente mehr in der Zelle vorhanden (vgl. Fig. 89—91). Auch die lipoiden Granula verschwinden während der Sekretbildung allmählich, ohne dass es gelingt, ihre Umbildung zu verfolgen.

Die oben mitgeteilten Befunde haben uns einen Modus der Sekretbildung kennen gelehrt, der von demjenigen, der uns in den Fadenzellen begegnete, recht verschieden ist. Wie wir uns erinnern, gaben in den letzteren Zellen die f. en Plasmagranula zur Bildung von Sekretgranula den direkten Anlass, indem sie, an Grösse zunehmend, ohne ihr färberisches Verhalten zu verändern, sich zu solchen umwandelten. Durch innere Differenzierung dieser grösseren Sekretgranula ging das fertige Sekret, die Sekretfäden, hervor.

Wenn die Sekretbildung in der anderen grossen Drüsenzellenform der Epidermis, den blasenförmigen Schleimzellen, in entsprechender Weise vor sich gegangen wäre, so würde man auch hier aus den f. en Plasmaelementen eine Bildung grösserer Sekretgranula, welche alle Übergänge in das fertige Sekret beobachten liessen, vorzufinden erwarten müssen. Das war aber, wie wir gesehen, nicht der Fall. Zwar liess sich auch hier ein geringes Anwachsen der Plasmagranula während der Sekretbildung nachweisen, für eine direkten Umbildung derselben in Prosekrete haben aber unsere Ergebnisse keine Anhaltspunkte geliefert. Die beobachteten Bilder liessen sich eher im Anschluss an die von Maurer (vgl. oben) ausgesprochene Meinung in der Weise deuten, dass der aus dem Kern austretende Kernsaft sich in Sekret umwandle.

Obwohl die Kerne der jungen Schleimzellen zwar eine im Verhältnis zu ihrer Grösse beträchtliche Menge von Kernsaft enthalten, wird es doch jedem klar sein, dass dieselbe als Bildungsmaterial für die ganze Sekretmasse der Schleimzellen quantitativ nur eine untergeordnete Rolle spielen kann. Diejenigen Stoffe, aus welchen das dünnflüssige Sekret dieser Zellen gebildet wird, werden, wie wir annehmen müssen, ähnlich wie in anderen Drüsenzellen, zum überwiegenden Teile in die Zellen von aussen aufgenommen und zwar durch die Tätigkeit des noch undifferenzierten Plasmas.

Was bewirkt nun aber, dass diese von aussen aufgenommenen Stoffe in das spezifische Sekret der Schleimzellen umgewandelt werden? Dürfen wir annehmen, dass die fuchsinophilen Plasmaelemente auf irgend eine Weise dabei tätig sind?

Die Tatsachen, welche wir von dem Verhalten dieser Elemente in den Schleimzellen oben haben feststellen können: ihre Zunahme an Zahl vor der Sekretbildung und während der ersten Periode derselben, ihr Auftreten in engem Anschluss an die jungen Sekretvakuolen, ihr allmähliches Verschwinden während des Vorschreitens der Sekretbildung sprechen in der Tat dafür, dass sie bei der Sekretbildung wirksam sind.

Fragen wir nun weiter nach der Natur dieser ihrer Tätigkeit, so wird es in Anbetracht ihrer geringen Grösse einleuchtend sein, dass sie als Material für die Sekretbildung eine noch viel geringere Bedeutung als der Kernsaft haben müssen, dagegen wird die Annahme, dass sie bei dem konstruktiven Prozesse der Sekretbildung eine katalytische Wirksamkeit entfalten, nahe liegen. Wir wollen in einem späteren Kapitel, in welchem die gesamten Ergebnisse unserer Plasmauntersuchungen im Zusammenhang erörtert werden sollen, auf diesen Punkt zurückkommen.

Die Beschreibung des Baues und der Entwicklung der beiden grossen Drüsenzellenformen soll mit der Erwähnung einer Zelle abgeschlossen werden, die zwar einen Einzelfall darstellt, jedoch nicht ohne ein gewisses Interesse ist. Die betreffende Zelle, die in Fig. P wiedergegeben ist, hat ganz die Gestalt und Grösse einer reifen Schleimzelle. Ihr Zelleib ist auch zum grössten Teil mit typischem Sekret dieser Zellenform gefüllt. Daneben enthält er aber in seiner oberen Hälfte auch Fäden und Körnchen. Die

Fäden, die verschiedene Dicke haben, zeigen die nämliche Form und Färbbarkeit wie die Fäden der grossen Fadenzellen, sind aber hier unregelmässig angeordnet. Nach oben hin laufen sie zum grössten Teil in einem dichten Fadengewirr zusammen, das mit den hier gelegenen Körnern zu einem intensiv gefärbten Körper von schwer analysierbarer Struktur zusammenfliesst; nach dem Äquator der Zelle zu laufen die Fäden aber mit zahlreichen freien, zum grössten Teil spitz ausgezogenen Enden in das schleimige Sekret aus. Beim ersten Anblick dieser Zelle war mein Gedanke, dass hier ein Kunstprodukt vorliege, das dadurch entstanden wäre, dass beim Schneiden ein Stück einer Fadenzelle in den Zelleib einer grossen Schleimzelle hineingeführt sein könnte. Dass dies aber nicht der Fall ist, lehrt die genauere Untersuchung der



Fig. P.

Grosse Schleimzelle, die auch Sekretfäden enthält. Fixierung mit der Flüssigkeit von Champy. Färbung mit Säurefuchsin-Thionin-Aurantia. Vergr. wie Fig. C.

Zelle, die in der Serie durch fünf Schnitte verfolgt werden kann, sowie ihrer Nachbarzellen. Die Zelle muss dann aber als eine Zwitterform der beiden grossen einzelligen Drüsentypen der Epidermis aufgefasst werden. Durch irgend welche Störung der Differenzierung dieser Zelle sind innerhalb ihres Zelleibs die beiden Sekretformen gleichzeitig gebildet worden, die normal auf zwei verschiedene Zellformen verteilt sind.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 4.

- Fleischer, B., 1904: Beiträge zur Histologie der Tränendrüse und zur Lehre von den Sekretgranula. Anat. Hefte, 1904.
- Heidenhain, M., 1890: Beiträge zur Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 35.
- Hirschler, J., 1913: Über die Plasmastrukturen (Mitochondrien, Golgischer Apparat u. a.) in den Geschlechtszellen der Ascariden. Arch. f. Zellforsch., Bd. 9.
- Lewis, M. R. and Lewis, W. H., 1915: Mitochondria (and other cytoplasmic structures) in tissue cultures. The Americ. Journ. of Anat., Vol. 17.
- Maurer, Fr., 1895: Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig.
- Retzius, G., 1905: Über den Bau der Haut von *Myxine glutinosa*. Biologische Untersuchungen, neue Folge, Bd. 12.
- Schaxel, J., 1911: Plasmastrukturen, Chondriosomen und Chromidien. Anat. Anz., Bd. 39.
- Schreiner, A. und K. E., 1905a: Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa* (L.), 1. Vermehrungsperiode, Reifungsperiode und Reifungsteilungen. Arch. de Biol., T. 21.
- Dieselben, 1905b: 2. Die Zentriolen und ihre Vermehrungsweise. Ibid.
- Schreiner, K. E., 1915: Über Kern- und Plasmaveränderungen in Fettzellen während des Fettansatzes. Anat. Anz., Bd. 48.
- Studnička, F. K., 1909: Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten. Anat. Hefte, Bd. 39.

Es sei mir schliesslich gestattet, Herrn Geheimrat Professor O. Hertwig, der die grosse Liebenswürdigkeit hatte, mein Manuskript einer sprachlichen Revision zu unterwerfen, auch an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen.

Der Verfasser.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel III—VIII.

Die Abbildungen 3—92 sind wie sämtliche Textfiguren von der Zeichnerin des Anatomischen Instituts, Frä. S. Mörch, die Abbildungen 1—2 von der früheren Zeichnerin des Instituts, Frau S. Krafft, ausgeführt.
Fig. 1—3. Übersichtsbilder der Haut.

- Fig. 1. Senkrechter Schnitt durch die Körperhaut. Ep. Epidermis. Co. Corium. Subc. Gew. Subcutanes Gewebe. Zenkers Flüssigkeit. Biondis Dreifarbengemisch. Linse D (Zeiss), Ok. 2, Vergr. 200.
- Fig. 2. Totalpräparat der Haut. Flächenbild der Epidermis. Einstellung auf die mittlere Zellenlage. Fz. Fadenzellen. Sz. Grosse Schleimzellen. Formalin 10%. Zeiss' Apochromat 8 mm, Kompensationssok. 6. Vergr. 250.
- Fig. 3. Senkrechter Schnitt durch die Epidermis mit anliegender Partie des Coriums. S. Sekretschicht an der Oberfläche der Epidermis. a. Sp. Artifizierter Spalt im Epithel. Flemmings Flüssigkeit. Delafields Hämatoxylin, Safranin, Pikrinsäure nach Stöhr. Zeiss' Apochromat 1,5 mm, Kompensationssok 4, Vergr. 825.
- Fig. 4—24, 27—30 und 32—34. Indifferente Bildungszellen der Epidermis.
- Fig. 25—26 u. 31. Kleine Schleimzellen.
- Fig. 6—7 sind mit Zeiss' Apochromat 1,5 mm, Kompensationssok. 6, Vergr. 1250, Fig. 26 mit Zeiss' Apochromat 1,5 mm, Kompensationssok. 12, Vergr. 2500, gezeichnet, alle übrigen Abbildungen mit derselben Linse und Ok. 8, Vergr. 1625.
- Fig. 4. Aus einem Vertikalschnitt der Haut eines 34 cm langen Tieres. Flemmings Flüssigkeit. Eisenhämatoxylin.
- Fig. 5. Keulenförmige Zelle mit nach unten tütenförmig auslaufender Plasmakapsel. Flemmings Flüssigkeit. Eisenhämatoxylin.
- Fig. 6—7. Aus Flächenschnitten durch die tiefere Lage der Epidermis. In Fig. 6 sind die Zellen etwas geschrumpft, deutliche Interzellularbrücken. Fig. 6. Altmann-Metzner. Säurefuchsin-Pikrinsäure. Fig. 7, Champys Flüssigkeit. Säurefuchsin-Thionin-Aurantia.
- Fig. 8—13. Zellen aus dem Ruhestadium.
- Fig. 8. Zwei Zellen, von denen die eine (a) durch ihre Mitte, die andere (b) tangential getroffen ist. Die Mehrzahl der fuchsinophilen Plasmaelemente fadenförmig. In der rechten Zelle ein lipoides Granulum sichtbar. Flemming-Bendas Flüssigkeit. Säurefuchsin-Thionin-Aurantia.
- Fig. 9—13. Kaliumbichromat-Formalin-Osmiumsäure. Dieselbe Färbung. Fig. 10—13 Tangentialschnitte. Die fuchsinophilen Plasmaelemente zeigen alle Übergänge von Körnerketten zu homogenen Fäden.
- Fig. 13. Dem Ende eines fuchsinophilen Fadens ist ein kleines lipoides Granulum angeheftet.
- Fig. 14—20. Teilungsstadien der indifferenten Zellen. Flemming-Bendas Flüssigkeit. Säurefuchsin-Thionin-Aurantia.
- Fig. 14—15. Prophasestadien. Segmentierung der homogenen Plasmafäden. In Fig. 15 der Nukleolusrest sichtbar.
- Fig. 16. Metakinesis. Körnige Plasmaelemente. Unten ein lipoides Granulum.
- Fig. 17. Anaphasestadium. Die fuchsinophilen Plasmaelemente sämtlich körnig. Zwischen den Tochterplatten in grösster Anzahl gesammelt. Unten in der Zelle ein lipoides Granulum.
- Fig. 18. Telophasestadium. Plasmakapsel in Durchschnürung begriffen. Die Plasmaelemente zeigen dieselbe Gestalt und Anordnung wie im vorigen Bild.
- Fig. 19. Etwas späteres Telophasestadium. Die Plasmakapsel auch in ihrer unteren Partie durchgeschnürt.

- Fig. 20. Noch späteres Stadium. Nur die eine Tochterzelle gezeichnet. Der junge Kern noch schalenförmig.
- Fig. 21—24. Junge Zellen mit ovoiden Kernen. Die körnigen Plasmaelemente zum Teil zu kleinen Hanteln und Körnerketten vereinigt. Neben diesen auch homogene Stäbchen und Fäden.
- Fig. 24. Tangentialschnitt.
- Fig. 25. Prophasestadium einer kleinen Schleimzelle. Die Kernmembran ist aufgelöst. Deutliche Plasmakapsel. Zahlreiche körnige fuchsinophile Plasmaelemente. Neben den grün gefärbten Chromosomen zwei grössere, von dem Säurefuchsin gefärbte Prosekretkörper. Fixierung mit dem Gemisch von Flemming-Benda. Färbung mit Säurefuchsin-Thionin-Aurantia.
- Fig. 26. Jüngeres Prophasestadium einer ähnlichen Zelle. Unter den Chromosomen das grosse Paar (a—a₁) leicht kenntlich. Innerhalb des Endoplasmas neben kleinen Körnchen grössere Sekretgranula sichtbar. Fixierung und Färbung wie Fig. 25.
- Fig. 27—28. Indifferente Bildungszellen aus dem Ruhestadium. Ausstossung von Nukleolarsubstanz durch die Kernmembran. Fixierung und Färbung wie Fig. 25.
- Fig. 29—34. Junge Zellen mit gelappten Kernen.
- Fig. 29—31, 33—34. Fixierung mit dem Gemisch von Champy. Fig. 32 Fixierung mit Kaliumbichromat-Formalin-Osmiumsäure. Sämtlich mit Säurefuchsin-Thionin-Aurantia gefärbt.
- Fig. 30, 32 und 33. Ausstossung von Nukleolarsubstanz durch die Kernmembran.
-
- Fig. 31. Zwei kleine Schleimzellen. Der grössere, ausserhalb der Kernmembran in der oberen Zelle gelegene Körper ist kein ausgestossener Nukleolus, sondern ein Sekretgranulum.
- Fig. 35—75. Fadenzellen.
- Fig. 43, 45 u. 59 sind mit Zeiss' Apochromat 1,5 mm und Kompensationsokular 12, Vergr. 2500, alle anderen Abbildungen mit derselben Linse und Kompensationsok. 8, Vergr. 1625, gezeichnet. Fig. 35—40, 42, 60—75 Fixierung mit dem Gemisch von Flemming-Benda und Färbung mit Säurefuchsin-Thionin-Aurantia. Fig. 40, 43—44, 46—55, 57 und 59 Fixierung mit dem Gemisch von Champy, dieselbe Färbung. Fig. 45, 56 und 58 Fixierung nach Altmann-Metzner. Färbung mit Säurefuchsin-Pikrinsäure.
- Fig. 35—37. Junge Zellen, in denen noch kein dicker Sekretfaden gebildet ist.
- Fig. 36. Im oberen Teil der Zelle einige Sekretgranula sichtbar, von denen feine primäre Sekretfädchen ausgehen.
- Fig. 38 a—b. Dieselbe Zelle aus zwei Schnitten gezeichnet. Ein dicker Sekretfaden vorhanden. Im ersteren Schnitte ist sein unterer im letzteren sein oberer Teil getroffen. An seinem oberen Ende treten mehrere feine Sekretfädchen zusammen.
- Fig. 39. Zelle von dem gleichen Entwicklungsgrad wie die vorige. Der Kern enthält mehrere von dem Säurefuchsin gefärbte Körper. Nur der untere Teil des Sekretfadens im Schnitte sichtbar.
- Fig. 40. Etwas ältere Zelle. Der Sekretfaden in seinem unteren Teil spiralig gewunden und deswegen vom Schnitte zerteilt. An der Oberfläche des Kerns zahlreiche fuchsinophile Fäden gelegen, von denen einige Endgranula tragen.

- Fig. 41—42. Tangentialschnitte durch die oberen Teile von wenig älteren Zellen. Auch hier sind einige fuchsinophile Fäden sichtbar, deren Enden grössere Granula angeheftet sind.
- Fig. 43. Sekretgranula mit primären Sekretfädchen, aus der Körneransammlung einer jungen Zelle gezeichnet und zusammengestellt.
- Fig. 44. 2 demselben Paare angehörende Fadenzellen, von denen die eine (rechte) eine abweichende Gestalt und Anordnung ihrer Sekretfäden zeigt.
- Fig. 45. Querschnitt durch die Körneransammlung einer Zelle des gleichen Alters wie die der Fig. 44. In der Mitte der Körnermasse die Zentropasmakugel mit den Zentriolen. Um dieselbe die Sekretgranula in konzentrischen Reihen angeordnet, die grössten Granula die peripherische Lage einnehmend.
- Fig. 46—49. Bilder von den Sekretfäden älterer Zellen.
- Fig. 50—51. Reife Fadenzellen, von der Oberfläche gesehen.
- Fig. 52—56. Bilder von den Sekretfäden reifer oder fast reifer Zellen.
- Fig. 57. Längsschnitt durch eine reife Fadenzelle.
- Fig. 58. Querschnitt durch eine reife Fadenzelle.
- Fig. 59. Differenzierung der Sekretgranula und Bildung der primären Sekretfädchen.
- Fig. 60—63. Kerne junger Fadenzellen. Nukleolen in Teilung begriffen.
- Fig. 64. Verschiedene Stadien der Nukleolenteilung.
- Fig. 65—67. Ausstossung von Nukleolarsubstanz durch die Kernmembran.
- Fig. 65—66. Die Ausstossung erfolgt von dem Hauptnukleolus.
- Fig. 67. Die Ausstossung erfolgt von einem kleineren Nukleolus. An dem Hauptnukleolus eine kleine Knospe sichtbar.
- Fig. 68—72, 74. Kerne älterer Fadenzellen mit den ihnen am nächsten liegenden Sekretgranula und Sekretfäden. Der Oberfläche der Kernmembran sind kleinere und grössere fuchsinophile Kügelchen angelagert.
- Fig. 73 und 75. Tangentiale Längsschnitte durch Fadenzellen von demselben Entwicklungsgrad wie die der Fig. 66. Auf der Oberfläche des Kerns und neben ihm fuchsinophile Körnchen, Körnerketten und homogene Fäden.
- Fig. 76—92. Grosse Schleimzellen.
- Sämtliche Abbildungen sind mit Zeiss' Apochromat 1.5 mm und Kompensationsok. 8 entworfen. Vergr. 1625. Fig. 76—80. Fixierung mit Flemmings Flüssigkeit Färbung mit Delafields Hämatoxylin-Safranin-Pikrinsäure nach Stöhr. Fig. 81—86. Fixierung mit dem Gemisch von Flemming-Benda Färbung mit Säurefuchsin-Thionin-Aurantia. Fig. 87—92. Fixierung mit dem Gemisch von Champy, dieselbe Färbung.
- Fig. 76. Junge Schleimzelle mit noch sphärischem Kern. Im Endoplasma eine geringe Menge von Sekret gebildet.
- Fig. 77—80. Weitere Entwicklungsstadien.
- Fig. 77—79. Die Kerne durch ihre Mitte vom Schnitte getroffen.
- Fig. 80. Der Kern tangential getroffen.
- Fig. 81—84. Ganz junge Schleimzellen, in denen noch kein Sekret gebildet ist. Teilung der Nukleolen und Ausstossung von Nukleolarsubstanz.
- Fig. 85—86. Etwas ältere Entwicklungsstadien. Beginnende Sekretbildung.
- Fig. 87—92. Fortgesetzte Sekretablagerung innerhalb der Zellen. Schrumpfung und Degeneration des Kerns.
- Fig. 90—92. Wanderung des Kerns in die Mitte des Sekrettropfens.

Über die Entwicklung des Labyrinthanhanges (*Recessus labyrinthi* oder *Ductus endolymphaticus*) bei den Schildkröten und über seine Homologisierung bei den Wirbeltieren.

Von

Franz Keibel, Strassburg i. Els.

Hierzu Tafel IX—XI und 30 Textfiguren.

Sowohl über die Entwicklung wie über die morphologische Bedeutung des *Ductus endolymphaticus* der Wirbeltiere ist eine Einigung noch nicht erzielt. Während wir Angaben finden, dass die Abschnürungsstelle des Gehörbläschens dem Gebiete oder sogar der Spitze des *Ductus endolymphaticus* entspricht, soll er nach andern Angaben nichts mit dieser Abschnürungsstelle gemein haben und nur durch Abfaltung von der medialen Wand des Ohrbläschens entstehen. Die Teleostier sollen nach R. Krause überhaupt keinen *Ductus endolymphaticus* besitzen.

Demgegenüber betont freilich Jaromír Wenig (*Anat. Anz.* Bd. 38, 1911), dass den Knochenfischen ein *Ductus endolymphaticus* zukommt, der sich in seiner ganzen Länge von der medialen Wand des Ohrbläschens abschnürt, und auch der letzte Untersucher dieser Frage, Gösta Fineman, spricht Ganoiden wie Knochenfischen einen *Ductus endolymphaticus* zu.

Ich selbst habe mich schon einmal mit der Entwicklung des *Ductus endolymphaticus* beschäftigt (*Anat. Anz.*, Bd. 16, 1899). Nach Untersuchungen an Hühnerembryonen kam ich Poli (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 48, 1897) gegenüber zu dem Ergebnis, dass der *Ductus endolymphaticus* in Beziehung zur Abschnürungsstelle des Ohrbläschens steht. Ich bildete einen Schnitt durch die Ohrgegend eines 72 Stunden bebrüteten Zwerghuhnembryo ab, der das Gehörbläschen und den von ihm ausgehenden, noch kurzen, aber sehr deutlichen *Ductus endolymphaticus* zeigt. Der *Ductus endolymphaticus* steht an seinem peripheren Ende durch einen kurzen Zellstrang noch mit dem Ektoderm in Verbindung, doch so, dass diese Verbindung nicht die Richtung des *Ductus endolymphaticus* fortsetzt, sondern lateralwärts zum Ektoderm zieht. Ich konnte

mitteilen, dass ich ähnliche Befunde mehrfach gemacht habe, und hervorheben, dass es gar keinem Zweifel unterliege, „dass hier der letzte Rest der ursprünglichen Verbindung des Gehörbläschens mit seinem Mutterboden vorliegt, da ich an meinen Serien diese Vorgänge Schritt für Schritt beobachten konnte“. Ich schloss meine Mitteilung mit den Sätzen: „Dass dieser Befund bei Hühnerembryonen ausserordentlich dafür spricht, dass der Kanal, welcher bei den Selachiern den Hohlraum des inneren Ohres mit der Aussenwelt verbindet, mit dem Ductus endolymphaticus anderer Wirbeltiere zu vergleichen ist, braucht wohl nicht weiter ausgeführt zu werden. Bei all jenen Tieren, bei denen der Ductus endolymphaticus erst entsteht, nachdem die Abschnürung des Ohrbläschens längere Zeit erfolgt ist, kann die Beziehung des Ductus endolymphaticus zur Abschnürungsstelle natürlich nicht deutlich erkannt werden. Wir haben dann hier offenbar auch wieder eine Verschiebung in der zeitlichen Folge der ontogenetischen Vorgänge gegenüber den phylogenetischen. So dürften sich, wenn die Beobachtungen Nettos (1898) richtig sind, die Verhältnisse bei Axolotl erklären.“

Einen entgegengesetzten Standpunkt nahm Peter (Archiv (f. Ohrenheilkunde, Bd. 51, 1901) ein. Zwar gibt Peter zu, „dass den Abbildungen Polis keine rechte Beweiskraft für seine“ „Ansicht innewohnt“, aber er stellt fest, dass „bei der Eidechse die Stelle des Schlusses des Gehörsäckchens nicht an seiner dorsalen Spitze“ liegt, und nach Peter geht der Recessus labyrinthi „nicht aus diesem Kanal hervor, sondern wächst von der oberen (inneren) Wand des Bläschens aus.“ Peter findet es immer schwieriger, die Homologie des Ductus endolymphaticus „mit dem gleichbenannten Gebilde der Selachier, welches sich aus dem offen bleibenden Ohrkanal herausbildet, aufrecht zu erhalten“; er hält es „nach den Befunden bei *Bdellostoma*, *Rana* und *Lacerta*, die übereinstimmend den Recessus labyrinthi bereits vor Schluss des Gehörbläschens angelegt zeigten, nicht für wahrscheinlich, dass dieser dem Ductus endolymphaticus der Haifische entspricht“.

Peter gegenüber muss ich zunächst bemerken, dass er meine Ansicht offenbar nicht ganz richtig aufgefasst oder doch wenigstens so wiedergegeben hat, dass sie missverstanden werden muss. Er sagt: „Keibel dagegen glaubt, dass Poli sich geirrt

hat und bildet einen Schnitt durch einen Hühnerembryo ab, bei welchem der am meisten nach dem Rücken zu gelegene Punkt des Hörbläschens noch in Verbindung mit der Epidermis steht. Er schliesst daraus, dass aus diesem Zusammenhange die fragliche dorsale Ausstülpung hervorgeht.“

Ich kann in meinem kleinen Aufsätze nichts von einem solchen Schlusse finden.

Der Ductus endolymphaticus ist, in dem von mir abgebildeten Schnitte mit rl (Recessus labyrinthi) bezeichnet, bereits deutlich vorhanden. Ich habe weder gesagt, noch war es meine Meinung, dass aus dem Verbindungsstrange des Gehörbläschens mit dem Ektoderm der Ductus endolymphaticus seinen Ursprung nimmt. Wohl aber war ich der Ansicht, dass diese Beziehung des Ductus endolymphaticus zum Ektoderm beim Hühnchenembryo dafür spricht, dass der Ductus endolymphaticus der Vögel mit dem gleichbenannten Kanal der Selachier zu homologisieren ist.

Auch die Lage des Zusammenhanges in der Nähe des dorsalen Endes des Ductus endolymphaticus lässt sich in diesem Sinne verwerten, worauf ich später zurückkommen werde, aber jeder Befund, der ergibt, dass der Ductus endolymphaticus im Bereiche der Abschnürungsstelle entsteht, spricht meiner Meinung nach dafür; so Peters eigene Figuren. In Fig. 2 des Petersschen Aufsatzes liegt die Abschnürungsstelle des Gehörbläschens vom Ektoderm zweifellos im Gebiet der Anlage des Ductus endolymphaticus, wenn auch weiter ventral als in dem von mir abgebildeten Schnitte durch einen Hühnchenembryo. Wie die von Peter gefundenen Bilder meiner Ansicht widersprechen sollen, kann ich nicht einsehen. Auch meinen ganz einwandfreien Befunden bei Hühnerembryonen widersprechen sie nicht. Sie zeigen nur, dass im Einzelnen die Abschnürungsverhältnisse bei verschiedenen Tieren verschieden liegen können, sogar individuelle Variationen müssen zugegeben werden. Ganz an der Basis der Anlage des Ductus endolymphaticus liegt nach Krause (Anat. Anz., Bd. 19, 1901) offenbar die Abschnürungsstelle bei Coluber natrix, während, wie ich später zeigen werde, die Schildkröten Bilder aufweisen, bei denen die Abschnürungsstelle wieder dem distalen Ende der Anlage des Ductus endolymphaticus näher liegt.

Übrigens konnte bereits 1900 Alexander nachweisen, dass die Dinge beim Meerschweinchen ähnlich liegen wie beim Hühnchen,

und er spricht sich in einem besonderen kleinen Aufsatz (1901) nochmals darüber aus. Er sagt: „Es ist somit sicher, dass beim Hühnchen und Meerschwein der Ductus endolymphaticus aus der ursprünglichen Verbindungsregion zwischen Hornblatt und Labyrinthanlage hervorgeht,“ und er fährt dann fort: „und ich möchte die Art seiner Genese für diesen Kanal als charakteristisch ansehen. Wenn daher bei einer Reihe von Wirbeltieren (Axolotl, Rana, Bdellostoma, Lacerta) ein allerdings ähnlich gelagerter Kanal als selbständige Ausstülpung des Labyrinthbläschens zur Entwicklung kommt (s. o.), die mit der ursprünglichen Verbindungsregion nichts zu tun hat, so kann diese Bildung der oben erörterten, an Hühnchen und Meerschweinchen nachgewiesenen nicht homolog sein und es ist daher nur für eine der beiden Formationen — und zwar nach der historischen Auffassung nur für jene, welche aus dem ursprünglichen ektodermalen Verbindungsrohr hervorgeht — (Sänger, Vögel), der Name »Ductus endolymphaticus« zulässig.“ Dass ich dieser letzten Schlussfolgerung Alexanders nicht zustimmen kann, soll später genauer erörtert werden, doch sei hier schon erwähnt, dass, wenn es mir schon bedenklich erscheint, dass Peter aus seinen Befunden an Lacerta ableiten will, dass der Ductus endolymphaticus dieses Tieres nicht dem der Haifische entsprechen soll, ich noch grössere Bedenken trage, den Ductus endolymphaticus von Lacerta als eine anders zu bewertende Bildung als den der Vögel und Sänger aufzufassen. Wir würden, wie wir sehen werden, auf diesem Wege dazu kommen müssen, festzustellen, dass es nicht erlaubt sei, die bislang als Ductus endolymphatici der Schlangen, der Eidechsen und der Schildkröten aufgefassten Bildungen einander zu homologisieren.

Bevor ich nun zu der Schilderung der Verhältnisse bei den Schildkröten übergehe, sei noch kurz angeführt, was sonst über die Entwicklung des Ductus endolymphaticus bei Wirbeltieren berichtet wird:

Bei Bdellostoma findet sich nach Kupffer (1900) der Ductus endolymphaticus bereits vor Schluss der Ohrgrübchen, als dorsale Ausstülpung.

Die in Frage kommende Stelle bei Kupffer lautet (S. 31): „Die Durchschnitte der Labyrinthblase liegen in 13 Schnitten vor. Etwas hinter der Mitte ihrer Länge öffnet sich die Blase durch einen kurzen Mündungskanal, Fig. 25, der sich an der Oberfläche

trichterartig erweitert, nach aussen. Die von gleichmässig hohem Zylinderepithel umschlossene Blase gliedert sich, aber nicht deutlich, in zwei Abschnitte, einen medialen, einen unter dem Mündungskanal gelegenen lateralen. Von der dorsalen Wand des Kanals geht die Bildung eines lateralen Ganglions aus, und hart einwärts von diesem Ganglion buchtet sich aus der dorsalen Wand der Labyrinthblase der Recessus labyrinthi hervor. Derselbe ist also von dem Mündungskanal scharf abgesetzt und berührt das Ganglion, dessen Bestimmung nicht ganz sicher ist. Jedenfalls ist es noch ganz isoliert. Wahrscheinlich ist dieses das Acusticusganglion und das vorausgehende das Hauptganglion des Facialis. Das Acusticusganglion liegt aber später vor dem Recessus labyrinthi.“ Ich muss gestehen, dass es mir sehr zweifelhaft erscheint, ob die Falte, welche Kupffer in Fig. 25 abbildet, die Anlage des Ductus endolymphaticus und nicht eine zufällige Falte ist, besonders da der Konservierungszustand des Materials nach Kupffers Angaben eine solche Deutung recht nahelegt. Jedenfalls dürfte es kaum angehen, aus dem Befunde bei *Bdellostoma* weitgehende Folgerungen abzuleiten.

Bei den Selachiern wollen wir bis auf Balfour (Handbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, deutsch von B. Vetter, Bd. II, S. 463, 1881) zurückgehen, der den Verbindungsgang des Ohrbläschens mit der Aussenwelt bei diesen Tieren mit dem Ductus endolymphaticus der höheren Wirbeltiere homologisierte. Von neueren hat Poli (l. c. 1897) auch Selachier untersucht und Schnitte von *Mustelus* und *Pristiurus*embryonen abgebildet, es sei besonders auf die Fig. 11 der Tafel 32 hingewiesen. Einen ähnlichen Schnitt bildet R. Krause in seiner Arbeit „Die Entwicklung des Aquaeductus vestibuli s. Ductus endolymphaticus“ (Anat. Anz., Bd. 29, 1901) ab. Auf Untersuchungen an Selachiern beruft sich auch Fleissig, auf dessen Arbeit über *Platydaktylus mauretanicus* ich bei den Reptilien etwas genauer eingehen werde; der Ductus endolymphaticus wäre nach ihm bei Selachiern, wie bei allen Vertebraten, ein Abschnürungsprodukt der medialen Alveuswand. Einen sehr wertvollen Beitrag für die Labyrinthentwicklung der Selachier (*Torpedo ocellata*) liefert Hellmann in einem Vortrag in den Verhandlungen der deutschen otologischen Gesellschaft (Mai 1898). Er hat auf Anregung und unter Leitung von Sobotta eine recht vollständige Reihe von

Modellen gemacht, und seinem Vortrag ist eine Tafel mit Abbildungen dieser Modelle von Sobottas Hand beigegeben, welche einen Überblick über die Entwicklung vom weit offenen Ohrgrübchen bis zur fertigen Form erlaubt. Eine im Vortrag in Aussicht gestellte eingehendere Darstellung ist leider nicht erschienen.

Nach Hellmanns Modellen „entspricht die Hautöffnung des Saccus endolymphaticus bei *Torpedo ocellata* tatsächlich der Einstülpungsstelle der Labyrinthblase“. Schnittserien von anderen Plagiostomen „beweisen das Gleiche auch für diese“.

„Die Verlängerung des Ductus endolymphaticus scheint von Anfang an durch eigenes Längenwachstum zu geschehen. Abschnürung von der Ohrblase“ konnte Hellmann „für den Beginn nicht nachweisen.“ Der Verfasser erinnert auch daran, dass Boettcher (1870) bei Säugern ein mächtiges Wachstum des Ductus endolymphaticus nachgewiesen hat.

Über die Homologisierung spricht sich Hellmann in seinem Vortrage nur kurz aus, danach scheint er den Ductus endolymphaticus dem der höheren Wirbeltiere nicht zu homologisieren. Er sagt nämlich: „Hertwig (in Schwarzes Handbuch der Ohrenheilkunde, Bd. 1, S. 137) führt das Verhalten der Selachier als einen Beweis für seine Meinung an, dass der Ductus endolymphaticus der Säuger ein Rest des ursprünglichen Stieles sei, durch welchen das Gehörbläschen zur Zeit seiner Abschnürung mit dem Hornblatt verbunden war. Er scheint damit fehl zu gehen. Denn wie Boettcher (l. c. S. 170 und 172) beim Schaf, Koelliker (Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Wirbeltiere, 2. Aufl., 1879, S. 715), Poli (Zur Entwicklungsgeschichte der Hörblase bei den Wirbeltieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48, S. 654, 1897) beim Hühnchen unzweifelhaft nachgewiesen haben, entspricht bei diesen der Recessus labyrinthi nicht der Verschlussstelle des Gehörbläschens; der Recessus labyrinthi tritt auch erst auf, nachdem sich das Gehörbläschen vollkommen vom Ektoderm abgeschnürt hat. Nach Noordens (Die Entwicklung des Labyrinths bei Knochenfischen, Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte 1883, S. 235 u. f.) Untersuchungen fällt die Bildung des Ductus endolymphaticus bei den Knochenfischen in eine sehr späte Zeit.“ Wir werden später sehen, dass die Grundlage einer Vergleichung sich inzwischen doch verschoben hat.

Wir kommen zu den Teleostiern. Da will ich auf Noordens eben erwähnte Arbeit nicht näher eingehen. Von R. Krause wird den Teleostiern — worauf bereits einleitend hingewiesen wurde — sowohl in der Arbeit im Anatomischen Anzeiger von 1901 wie im II. Band von O. Hertwigs Entwicklungslehre der Wirbeltiere ein Ductus endolymphaticus überhaupt abgesprochen. Mit Hinweis auf ein Modell, welches die Hörblase eines Forellenembryo darstellt, sagt er: „Von einem Ductus endolymphaticus ist hier nicht das geringste zu bemerken, und die Knochenfische besitzen einen solchen Gang, wenigstens in dem von uns gebrauchten Sinne überhaupt nicht.“

Wenn ich das grosse Werk von Retzius¹⁾ durchblättere, so finde ich, dass der Ductus endolymphaticus fehlt bei sieben Arten. Das Gebilde, das man bei Knochenfischen mit diesem Namen belegt, tritt zuerst auf bei jungen Forellen von 22—25 mm Länge, bei denen das Gehörorgan schon fertiggebildet ist.“ „Eine irgendwie bedeutendere Ausdehnung erlangt aber dieses Gebilde bei keiner Art und darf vom entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend-anatomischen Standpunkt aus jedenfalls nicht als ein Ductus endolymphaticus bezeichnet werden. Dagegen spricht auch schon die Tatsache, dass es niemals an seinem peripheren Ende zur Bildung eines Sacculus endolymphaticus kommt, der sich bei allen anderen Wirbeltiergattungen doch dann bildet, wenn sich der Ductus endolymphaticus von der Haut abschnürt.“

Gegen R. Krause wendet sich in einer jüngst erschienenen Arbeit Jaromír Wenig. Wenn er auch noch weitere Untersuchungen abwarten will, „um diese so verwickelte Frage über die Homologie des Ductus endolymphaticus in ein klares Licht stellen zu können“, schliesst er doch seine Mitteilung „Die Entwicklung des Ductus endolymphaticus bei den Knochenfischen“ (Anat. Anz., Bd. 38, 1911): „Der Labyrinthanhang der Knochenfische kann also den Namen Ductus endolymphaticus, mit dem ihn die alten Autoren bezeichnet haben, auf Grund meiner Arbeit mit Recht weiter behalten.“

Wenig hat Forellen untersucht. Nach ihm beginnt die Entwicklung des Ductus endolymphaticus bereits zu einer Zeit, zu der der Utriculus noch nicht vom Sacculus abgetrennt ist,

¹⁾ G. Retzius, Das Gehörorgan der Wirbeltiere, Stockh. 1881.

und zwar an der medialen Wand der Labyrinthanlage. Dort bildet sich eine Verdickung von drüsenartigem Aussehen. „Bei den nächstälteren Stadien sehen wir, dass das dorsal gelegene, dünn gebliebene Epithel sich um diese Wandverdickung einstülpt. Die so entstandene zweischichtige Lamelle (Fig. 1) streckt sich nun ventralwärts und verwächst mit ihren seitlichen Rändern mit der Medialwand. So schnürt sich ein Teil des Alveusraumes ab. Sobald die herabwachsende Lamelle eine gewisse Grenze erreicht hat, verbreiten sich ihre Ränder auf der Medialwand, die jetzt den Alveusraum einzuschnüren beginnt. So entsteht erst jetzt die dorsale Abgrenzung des Sacculus. Der abgeschnürte Raum ist das Lumen des Ductus endolymphaticus (Fig. 2).“ Wenig beruft sich für diese Homologisierung auf Julius Fleissigs Arbeit über die Entwicklung des Geckolabyrinthes (Anat. Hefte, Bd. 37, 1908), der „den Ductus endolymphaticus beim *Platydictylus mauretanicus* als ein in seiner ganzen Länge vom Alveus abgeschnürtes Organ erklärt.“ Ich werde, wie gesagt, auf diese Arbeit später noch zurückkommen.

Über Amphibien liegen eine ganze Anzahl von Arbeiten vor. Ich nenne die von Francis Villy (1890; über *Rana temporaria*); H. W. Norris (1892 und 1901; über *Amblystoma*), Camillo Poli (1897; mehrere Amphibien), Friedrich Netto (1898; über *Axolotl*), H. K. Corning (1899; über *Anuren*), Rudolph Krause (l. c.) und K. Okajima (1912; über *Hynobius*). Norris (1892) sagt: „Villy states that in the frog the recessus is not the last part of the vesicle to retain its connection with the external skin, but results merely from the mode of involution“, doch drückt sich Villy wesentlich vorsichtiger aus. Es heisst bei ihm (S. 524—525): „As development proceeds the involution is more rapid at the dorsal than at the ventral part (des Ohrgrübchens), so that in sections it comes to have the appearance shown in Fig. 2. After this has taken place the ventral part in turn grows rapidly, pushing its way inwards (see Fig. 3), and as this process is going on the lips of the pit grow towards each other and coalesce, thus closing the aperture completely. Soon afterwards the newly formed outer wall of the vesicle separates from the deeper layer of epiblast, which remains near the surface. I am not certain that the mouth of the auditory sac is closed precisely in this manner, for the nervous layer of the epiblast is

so ill defined at this time and place that I have thought it more probable that the outer wall of the vesicle is formed simply by the cells at the edges of the pit proliferating, and closing the mouth by forming a plate across it.

What ever the real mode may be, the vesicle is pyriform, when first closed, the dorsal part being the narrower. This narrow part ultimately becomes the recessus labyrinthi."

Aus Fig. 2 darf man wohl schliessen, dass die Anlage des Ductus endolymphaticus bereits kenntlich ist, bevor die Abschnürung bezw. der Schluss des Ohrbläschens erfolgt. Wenn ich hier von Schluss des Ohrbläschens spreche, so sehe ich da natürlich von der mir bei Amphibien wohl bekannten Deckschicht ab, welche, an der Bildung des Ohrbläschens unbeteiligt, über dasselbe hinwegzieht.

Für *Amblystoma* schildert Norris (1892) den Vorgang des Abschlusses des Ohrbläschens und die Bildung des Ductus endolymphaticus folgendermaßen (S. 24): „The closing of the mouth of the pit begins at the ventral side and progresses dorsally, so that the dorsal part of the ear vesicle is the last to close off from the space beneath the indifferent ectoderm. This dorsal portion is the recessus, and it is thus homologous with the recessus in those forms in which the vesicle never loses its connection with the exterior.“ Und an einer anderen Stelle (S. 29) heisst es: „The recessus represents the last connection of the invaginated ear vesicle with the indifferent ectoderm“.

Ganz abweichend von dieser Schilderung sind die Angaben, welche Friedrich Netto (1898) in seiner in O. Hertwigs Laboratorium gearbeiteten Dissertation über die Bildung und Abschnürung des Ohrbläschens beim Axolotl macht. Er sagt: „Durch Abschnürung der Innenschicht des äußeren Keimblattes, nicht durch Ausstülpung, da kein Hohlraum vorhanden ist, bildet sich ein Zellhaufen, der ohne Höhlung, kompakt sich nach innen zu begibt. Ohne Verbindung mit dem Mutterboden wachsen die Zellen, weichen so drängend allseitig auseinander und bilden einen Hohlraum. Aus diesem wächst nach und nach durch Dehnung der Bläschenwand der Ductus endolymphaticus. Der mehrfach erwähnte Gang bei den Selachiern muss also wohl etwas anderes sein als die letzte Verbindung des Labyrinths mit dem Mutterboden.“

Anders lauten R. Krauses (1901) Angaben über die Bildung des Ductus endolymphaticus bei Axolotl. Da R. Krause offenbar die der Arbeit von Netto zugrunde liegenden Präparate kannte, denn Netto bedankt sich bei ihm für „Ratschläge“ und „Winke“, wird es wohl nicht nötig sein, weiter auf die Arbeit von Netto zurückzukommen. Krauses Befunde lassen sich gut mit den Angaben von Villy für *Rana temporaria* in Einklang bringen. Es heisst bei R. Krause für Axolotl (S. 56): „Zuerst schlägt sich (nämlich) der dorsale Rand der Hörplatte um und wächst gegen die Mitte vor, dann folgt der ventrale Rand, der aber weiter ausholt, die eingestülpte Deckschicht vor sich herschiebt und sogar nach aussen etwas vorbuchtet. Dass sich wirklich der dorsale Rand zuerst vorbuchtet, zeigt sich auch daraus, dass er zuerst seine Verbindung mit der Grundschrift verliert. Wenn also die Hörblase noch nicht geschlossen ist, ist der Ductus endolymphaticus schon sehr deutlich angelegt. Er entsteht auch hier nicht durch Ausstülpung aus der Hörblase sekundär, sondern ist der Teil der Hörblase, der bei der Einstülpung oder, hier richtiger gesagt, Umstülpung der Hörplatte zuerst gebildet wird.“

Nicht ganz klar ist mir, wie Norris (1901) in einer Prioritätsreklamation sagen kann: „I wish to call attention to the fact that in 1892 I described the origin of the same structures in *Amblystoma*, and that my statements and figures agree in every respect with the later ones of Dr. Krause.“ Das bezieht sich jedenfalls nur auf die gröberen Verhältnisse und die in diesen von Netto abweichende Darstellung. Ausser Axolotl hat R. Krause auch Anuren untersucht, er bildet Schnitte durch Larven von *Rana esculenta* ab. Die Anuren bieten uns nach ihm fast die gleichen Verhältnisse dar als Axolotl.

Ich bin hier ein wenig von der zeitlichen Folge abgewichen, weil ich die Arbeiten von Netto und Krause im Anschlusse an die von Norris besprechen wollte, und trage nun noch einiges Wenige auf die Entwicklung des Hörbläschens bei Amphibien bezügliche von Camillo Poli (1897) und Corning (1899) nach. Nach Poli ist nach seinen Untersuchungen von *Hyla arborea* und *Bufo vulgaris* die Schliessung der Gehörblase bei den Anuren „vorzugsweise als das Ergebnis einer von den Rändern (oder Lippen) der Invagination ausgehenden Zellenproliferation zu betrachten.

Der Recessus labyrinthi ist in seiner Anlage noch vor Abschluss der Blase sichtbar und ist somit nicht der äusserste Punkt, an welchem sich die Gehörinvagination von der Ektodermschicht ablöst.“ Polis Resultate schliessen sich gut an die älteren von Villy an und mit Poli stimmt Corning (1899) völlig überein. Nachdem er schon einmal (S. 184) Poli bestätigt hat, sagt Corning (S. 190): „Dieser Recessus labyrinthi ist also zu einer Zeit angelegt, wo der Schluss der Platte eben erst angefangen hat, und kann keineswegs als die Stelle bezeichnet werden, an welcher das Gehörbläschen sich zuletzt schliesst“; und später betont er noch einmal (S. 191): „Ich befinde mich in bezug auf die Entwicklung des Gehörorgans bei Rana in Übereinstimmung mit Poli, der eine ausführliche Schilderung der Vorgänge gegeben hat.“

Aus den Untersuchungen von Okajima (1912) an dem Urodelen *Hynobius (Ellipsoglossa) nebulosus* ergibt sich, „dass die Spitze des Ductus endolymphaticus bei *Hynobius* mit der Abschnürungsstelle des Hörbläschens nicht übereinstimmt.“ Der Ductus soll sich nicht sekundär aus dem Labyrinth ausstülpfen, sondern er wird gebildet „durch das absteigende Eindringen einer Falte, *Plica verticalis*, durch welche der Ductus aus der Medialwand des Alveus abgeschnürt wird.“

Okajima beschreibt einen eigentümlichen Zustand der Epithelzellen an der medialen Wand des Ductus, die „dem Ependymgewebe des Zentralnervensystems“ sehr ähneln. Seiner Meinung nach „wird diese Besonderheit der medialen Ductuswand dadurch hervorgerufen, dass die letztere, welche zugleich die ursprüngliche mediale Labyrinthwand darstellt, durch die *Plica verticalis* an der Alveuswand abgeschnürt und nicht fortentwickelt wird, wie es bei anderen Labyrinthteilen der Fall ist, wobei ihr hohes Epithel keine bemerkbare Differenzierung erfährt; sie werden im gewissen Grade rückgebildet und bleiben lange Zeit in diesem Zustand. „Der Ductus scheint mir also“, sagt Okajima, „wie Fleissig mit Recht gezeigt hat, auch ein Labyrinthteil zu sein, welcher in seinem Entwicklungsverlaufe einer weniger starken Ausbildung unterworfen ist.“

Wenden wir uns nun zu den Reptilien, so sind da ausser den schon in der Einleitung genannten Arbeiten von Peter (1901) und Krause (1901) die älteren Angaben von C. K. Hoffmann in Bronns Tierreich und die Arbeit von Julius Fleissig, „Die

Entwicklung des Geckolabyrinthes“ (Anat. Hefte, Bd. 37, 1908) zu erwähnen. Poli (1897) hat zwar *Anguis* und *Emys europaea* untersucht, aber seine Angaben sind für unsere Frage ohne Belang. Auch A. Rabinowitsch, der 1903 in O. Hertwigs Laboratorium eine Dissertation „Über die Entwicklung des häutigen Labyrinths von *Emys europaea*“ gearbeitet hat, fehlen die Stadien, in welchen die Abschnürung des Ohrbläschens erfolgt. Auf die nicht ganz klaren Angaben von C. K. Hoffmann (1890) will ich hier nicht näher eingehen, da sie durch die Untersuchungen Peters (1901), die am gleichen Tier und an einem sehr grossen Material angestellt wurden, überholt sind. Beachtung verdient die Arbeit von Julius Fleissig, „Die Entwicklung des Geckolabyrinthes“ (Anat. Hefte, Bd. 37). Fleissig gibt die Darstellung einer vollständigen Reihe schöner Plattenmodelle und versucht eine Ableitung der Formausgestaltung durch Feststellung der Wachstumsverhältnisse. Für die Abschnürung des Hörbläschens sind folgende Feststellungen hervorzuheben. Bei dem Stadium, von dem Fleissig ausgeht, liegt die Öffnung des Hörbläschens „nicht in der Mitte seiner lateralen Wand, sondern nimmt die obere Hälfte derselben ein; eine obere Lippe gibt es hier demnach nicht, die untere Lippe ragt etwas über die halbe Höhe des vertikalen Bläschendurchmessers hinauf.“ Es liegt also ein exzentrischer Verschluss des Hörbläschens vor. Während im ventralen Rande der Öffnung zahlreiche Mitosen vorkommen, fehlen sie am dorsalen fast ganz. Der Verfasser glaubt schon in diesem Stadium den Bereich des Ductus endolymphaticus angeben zu können.

Bei einem älteren Stadium erkennt man an der medialen Wand des Ohrbläschens eine ziemlich stark vorspringende Kante, die von der Spitze des Bläschens beginnend, senkrecht bis zum unteren Drittel der Wand hinabläuft; dort biegt sie in stumpfem Winkel nach hinten ab, um sich bald darauf zu verlieren. Diese Falte gibt an, „wie tief der Ductus endolymphaticus hinabreicht und wo wir derzeit seine Mündung zu suchen haben.“ Also nicht erst durch die Aufwerfung der Plica communis wird die Mündungsstelle des Ductus endolymphaticus allmählich von der lateralen an die mediale Seite verlegt.

Das Hörbläschen war in diesem Stadium vollkommen geschlossen. „Etwa 40 μ unterhalb der Spitze steht es mit dem Ektoderm durch eine Zellmasse in Verbindung.“ Verfasser ist

im Zweifel, ob diese Zellmasse nicht bloss dichter gefügtes Ektoderm ist, denn das Bläschen lässt sich — weniger gut das Ektoderm — ganz deutlich in seinen Konturen abgrenzen. „Das Bläschen der anderen Seite zeigt an seiner Spitze eine kleine, gegen das Ektoderm gerichtete Zacke, ist aber mit diesem in keinem Zusammenhang mehr.“

Bei dem nächsten Stadium findet sich auch noch eine Stelle. „an welcher Ektoderm und Ohrbläschen in einem Zusammenhang stehen“; — Mesoderm scheint hier nicht in Frage zu kommen. „Man kann auch hier eine Abgrenzung der beiden aneinander liegenden Epithelien durchführen.“ Bemerkenswert ist die Lokalisation dieser Verbindungsstelle; sie entspricht hier nicht mehr einem Punkte des Ductus endolymphaticus, sondern gehört dem oberen äusseren Ende des Labyrinthbläschens an. Jedenfalls liegt sie aber, wie die Fig. 6 zeigt, unmittelbar an der Basis der Anlage des Ductus.

Zusammenfassend schreibt dann Fleissig, dass er zu dem Ergebnis gekommen sei, dass nicht nur der untere Teil des Ductus, wie Rabinowitsch nach seinen Untersuchungen an Schildkrötenembryonen meint, sondern „der ganze Ductus sich durch Abschnürung“ aus der medialen Wand gebildet hat, und ist der Ansicht, dass er selbst ein aktives Wachstum nur in geringem und vor allem wesentlich schwächerem Grade als das übrige Labyrinth besitzt.“ Seine Grössenzunahme soll im allgemeinen eine passive durch Dehnung und hochgradige Abflachung seines Epithels bedingte sein.

Nach Studien von Serien zweifelt Fleissig nicht daran, dass sich die Entwicklung des Recessus labyrinthi ebenso auch bei den Haifischen abspielt, und dass auch die Frage nach der Homologie des Recessus labyrinthi — als eines bei allen Vertebratenordnungen ganz gleichartig entstandenen Abschnürungsproduktes der medialen Alveuswand — endgültig in bejahendem Sinne entschieden“ sei.

„Über die Abschnürungsstelle konnte“ Fleissig „nicht ins Klare kommen“; sie lässt sich nach dem ihm „zur Verfügung stehenden Material nicht genau lokalisieren; mit Rücksicht auf die Befunde von Poli (1897), Peter (1901) und Krause (1901) gewinnt es an Wahrscheinlichkeit, dass die bei den Stadien 2 und 3 beschriebene Stelle“ — über die ich auch hier berichtet

habe — „die der letzten Verbindung zwischen Bläschen und Ektoderm ist und also nicht mit der Spitze des Ductus endolymphaticus zusammenfällt. Im allgemeinen kann man sagen, dass die Abschnürungsstelle des Bläschens dann mit der Spitze des Ductus endolymphaticus zusammenfallen wird, wenn es nicht zur Bildung einer dorsalen (oberen) Lippe kommt; dies ist vor allem bei den Selachiern, dann auch, wie es scheint, bei den Säugern der Fall.“ „Aber auch dort, wo eine dorsale Lippe gebildet wird, ist sie immer weitaus kleiner als die ventrale, der Schluss des Ohrbläschens daher immer exzentrisch und die Abschnürungsstelle in der oberen Bläschenpartie gelegen.“

Diese letzte Feststellung steht freilich in gewissem Widerspruch zu der Angabe, dass *Platydictylus* eine dorsale Lippe fehlt und nach dem Stadium 3 des Autors die vermutliche Abschnürungsstelle doch nicht an der Spitze des Ductus endolymphaticus liegt.

Wenden wir uns jetzt zu der Klasse der Vögel, so sind die Arbeiten von Poli (1897) mir (1899), Alexander (1901), Krause (1901) und Röthig und Brugsch (1902) zu nennen.

Poli hat an Huhn und Gans gearbeitet. Seine Resultate sind, soweit sie die Abschnürung des Gehörbläschens und die Beziehungen der Abschnürungsstelle des Ductus endolymphaticus betreffen, von mir (1899) und Krause (1901) beim Hühnchen widerlegt worden. Polis (1897) Abbildungen haben, wie selbst Peter, der sich auf seine Seite stellt, zugibt, keine rechte Beweiskraft und auch seine Ausführungen sind nicht ganz klar. Über die Entwicklung des Ductus endolymphaticus sagt er (S. 654): „Es sei gleich hier daran erinnert, dass, was den Entwicklungsprozess betrifft, der inneren Wand der späteren Gehörblase der *Recessus labyrinthi* entspricht, eine Sackbildung, welche sich von jener Wand ablöst und sich nach oben und vorn hinzieht. Dass daher der Rückenrand noch vor erfolgtem Schlusse der Gehörinvagination sich einsenkt, beweist, dass bei Hühnerembryonen der *Recessus labyrinthi* nicht dem Punkte entspricht, wo das Gehörbläschen zum letzten Mal mit dem Ektoderm in Kontakt steht.“

Röthig und Brugsch (1902) haben beim Hühnchen die Abschnürung des Ohrbläschens vom Ektoderm geschildert, wie ich sie nach eigenen (1899) Untersuchungen kenne. Es heisst in

ihrer Arbeit (S. 357): „Die Epithelbrücke ist nach erfolgtem Schlusse des Bläschens ganz solide, ohne jeden Hohlraum; sie ist auch nicht der Teil, aus dem sich später der Ductus endolymphaticus entwickelt. Sie geht vielmehr vollständig zu Grunde, sobald erst das Bläschen vom Ektoderm abgedrängt wird.“ Röthig und Brugsch fahren dann fort: „Diejenige Stelle aber, wo das Bläschen zum letzten Male mit dem Ektoderm in Berührung war, also die Ansatzstelle der Epithelbrücke an das Bläschen, ist die Matrix für den Ductus endolymphaticus.“ Ich glaube, es wäre richtiger, zu sagen, die Abschnürungsstelle liegt beim Huhn in der Nähe der Spitze des sich entwickelnden Ductus endolymphaticus.

Für die Säuger wurden Alexanders (1900 und 1901) Angaben für das Meerschweinchen bereits erwähnt. R. Krause (1901) macht ganz entsprechende Angaben für das Kaninchen. Er sagt, dass die Abschnürungsstelle der Hörblase „dem dorsalen Ende des Ductus endolymphaticus ganz ebenso wie bei den Vögeln“ entspricht, „nur bildet sich der Ductus endolymphaticus bei den Säugetieren erst nach oder gleichzeitig mit der Abschnürung der Hörblase.“

P. Denis (Archives de Biologie T. 18, 1902) hat bei der Fledermaus die Abschnürung des Ohrbläschens offenbar nicht beobachtet; über die weitere Ausbildung des Ductus endolymphaticus sagt er (S. 433): „Le canal endolymphatique s'accroît non seulement par allongement de sa pointe, mais aussi en se séparant de plus en plus complètement de la face interne de l'otocyste et en reportant vers le bas son insertion sur ce dernier.“

Ebenso wie Denis bei der Fledermaus entging Streeter beim Menschen die Abschnürung des Ohrbläschens vom Ektoblast. „No epidermal stalk could be detected connecting the vesicle with the surface, or persisting beneath the surface epithelium, as observed in the rabbit by Krause. Evidently in the human embryo such a stalk must be either very temporary or else never present, as here we have to do with a vesicle whose closure and detachment from the surface must be regarded as only just completed.“

Dass eine solche Verbindung auch beim Menschen besteht, ist dann in der Normentafel zur Entwicklungsgeschichte von Keibel und Elze (1908) an einem grossen Material festgestellt worden. Man schlage dafür die Tabellen 8, 9, 10, 11, 13, 14,

15, 16, 17, 18, 19 auf. Zugleich ergibt sich, wenn man diese Tabellen miteinander vergleicht, dass in dem Auftreten des Ductus endolymphaticus und der Abschnürung des Ohrbläschens zeitlich gewisse individuelle Schwankungen bestehen. Dementsprechend ist auch die letzte Stelle der Verbindung etwas variabel. So heisst es in der Tabelle 11, welche Broman zu der Normentafel beige-steuert hat: „Die Labyrinthbläschen sind noch durch je einen epithelialen Stiel mit dem Ektoderm in Verbindung. Dieser Stiel geht nicht vom oberen Ende des Bläschens aus, sondern von der lateralen Bläschenwand etwa an der Grenze des oberen und mittleren Drittels derselben.“ Einen Ductus endolymphaticus hat Broman bei diesem Embryo noch nicht erkannt. Bei dem Embryo der Tabelle 10 liegen die Dinge sogar rechts und links etwas verschieden. Das Gleiche gilt von dem Embryo der Tabelle 13, bei welchem zur Zeit der Abschnürung doch auch schon die Ductus endolymphatici deutlich werden, und zwar, wie Fig. 11b—e zeigen, an der Stelle der Abschnürung.

Zusammenfassend sage ich (in Keibel und Mall, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, Bd. 2, 1911, S. 258): „So entsteht also auch beim Menschen, wie bei anderen Säugern und bei Vögeln, der Recessus labyrinthi im unmittelbaren Anschluss an die Abschnürungsstelle des Hörbläschens, ist also sicher dem Ductus endolymphaticus der Selachier gleichzusetzen.“ „Wenn“, so füge ich hinzu, „bei Reptilien und Amphibien die Entwicklungsvorgänge nicht mehr so deutlich auf diese Homologie hinweisen, so sehe ich darin keinen Grund, welcher gegen die Homologisierung durch die ganze Wirbeltierreihe spricht.“

In dieser Anschauungsweise nun bin ich bestärkt worden durch Befunde, welche ich bei einer Schildkröte, *Chrysemys marginata*, gemacht habe und über die ich jetzt berichten will. Ich fand die entsprechenden Stadien in den Serien meines verstorbenen Freundes von Alten, dessen hinterlassene Arbeit über die Entwicklung der Kiemenregion bei *Chrysemys* ich zum Druck fertig machte (vgl. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 87, 1916). Herr Privatdozent Dr. v. Berenberg-Gossler hatte dann die Güte, mir auch seine Serien zur Verfügung zu stellen. Ich sage ihm meinen herzlichen Dank dafür.

Die Gesichtspunkte, aus denen die Entwicklungsvorgänge zu betrachten sind, ergeben sich aus dem schon Gesagten. Wir

werden unsere Aufmerksamkeit zu richten haben auf die Abschnürungsstelle und die Art der Abschnürung des Ohrbläschens vom Ektoblast, auf die Beziehungen dieser Stelle zur Anlage des Recessus labyrinthi (Ductus endolymphaticus) und auf die Ausbildung des Recessus labyrinthi selbst. Wir werden zu untersuchen haben, inwieweit Ausstülpungs- oder Abfaltungsvorgänge, oder vielleicht beide ineinandergreifend, festzustellen sind. Es wird dann die Frage nach der Homologie des Recessus labyrinthi bei den Wirbeltieren zu erörtern sein. Andere Fragen sollen nicht in den Bereich unserer Betrachtungen gezogen werden. Gleich hier sei erwähnt, dass ich R. Krause in seiner Anschauung über die Bedeutung der Abschnürungsstelle der Hörblase vom Ektoderm nicht beistimmen kann. Krause sagt, dass, wenn man alles zusammenfasst, man zu dem Ergebnis kommt, „dass die Abschnürungsstelle der Hörblasenwand von der Epidermis in ihrer Lage zur Hörblase wechselt; bald liegt sie in der Mitte der lateralen Hörblasenwand, oder sie nimmt, und zwar anscheinend in den meisten Fällen, das dorsale Ende der Hörblase ein.“ „Aber diese Tatsachen sind für die Frage nach der Homologie des Ductus endolymphaticus von ganz untergeordneter Bedeutung. Wenn wirklich der Ductus endolymphaticus der höheren Wirbeltiere jenem Gang bei den Selachiern homolog sein soll, so müsste man nachweisen können, dass sich bei beiden der Gang nach den gleichen Grundprinzipien und aus denselben Teilen der Hörblase entwickelt; man müsste nachweisen können, dass der Ductus endolymphaticus eine primäre Bildung ist und nicht erst eine sekundäre Ausstülpung der Hörblase, mag die letztere nun schon geschlossen oder noch offen sein.“

Dem stimmt auch Julius Fleissig (1908) bei und sagt: „Krause hat viel Klarheit in diese Frage gebracht, indem er namentlich die geringe Bedeutung der Abschnürungsstelle des Labyrinthbläschens bei der Beurteilung der Homologie des Ductus endolymphaticus ins rechte Licht setzte.“

Nun gewiss wird man auch die sonstigen morphologischen Momente, wie sie Krause betont, zu berücksichtigen haben, aber man wird die Beziehungen der Anlage des Ductus zur Abschlüssungsstelle des Ohrbläschens vom Ektoderm schon darum nicht ausser Acht lassen dürfen, weil es ja eben das Hauptcharakteristikum des Ganges bei Selachiern ist, dass er auf der Oberfläche ausmündet.

Wie die Varianten in der Abschnürung zu beurteilen sind, das wird später zu erörtern sein.

Seitdem ich die Einleitung zu meiner Arbeit und einen Teil der Arbeit selbst niedergeschrieben hatte, sind in den Anatomischen Heften zwei Arbeiten erschienen, welche ich nicht unberücksichtigt lassen kann. Beide kommen zu voneinander ganz abweichenden Ergebnissen.

Die erste stammt aus dem II. Institut der Wiener Universität und trägt den Titel: „Zur Entwicklungsgeschichte des Ductus endolymphaticus beim Menschen“ (Anat. Hefte, Bd. 52, Heft 3, 1915). Seine Verfasser sind Perović und Aust. Sie bestätigen für den Menschen die von mir (im Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen von Keibel und Mall) ausgesprochene Ansicht, die schon wiedergegeben wurde, indem sie sagen:

„Im folgenden kann nun die Ansicht von Keibel nicht nur bekräftigt, sondern zugleich auch gezeigt werden, dass die Abschnürungsstelle des Labyrinthbläschens von der Epidermis streng im Gebiet der Anlage des Ductus resp. Saccus endolymphaticus gelegen ist.“ Über eine Abschnürung des Ductus von der medialen Wand des Hörbläschens wird nichts berichtet.

Die Arbeit von Perović und Aust veranlasste mich, im Anatom. Anzeiger eine vorläufige Mitteilung unter dem Titel „Der Ductus endolymphaticus (Recessus labyrinthi) bei Schildkröten“ erscheinen zu lassen. Aber bereits bevor diese herauskam, erschien eine Arbeit von Gösta Fineman (Anatom. Hefte, Bd. 53, Heft 1, 1915) „Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Ductus endolymphaticus bei dem Menschen und einigen Wirbeltieren“, welche auf breiter Basis und in sehr sorgfältiger Weise die Entwicklung des Recessus labyrinthi untersucht. Für mich war die Arbeit dadurch von besonderem Interesse, dass auch Schildkröten und zwar besonders mein Objekt *Chrysemys marginata* herangezogen wurden. Fineman fasst die Resultate der grossen Arbeit in folgenden Sätzen zusammen:

1. „Beim Menschen entwickelt sich der Ductus endolymphaticus aus einer selbständigen Ausstülpung am dorsalen Ende der Labyrinthanlage, deren ektodermale Verbindung verschwindet und nichts mit dem Ductus endolymphaticus zu tun hat.“

2. „Der Ductus endolymphaticus beim Kaninchen und Schwein entsteht ebenfalls aus einer selbständigen Ausstülpung am dorsalen

Ende der Labyrinthanlage und hat nichts mit der ektodermalen Verbindung zu tun.“

3. „Bei Hühnern und Enten entwickelt sich der Ductus endolymphaticus als eine selbständige Ausstülpung am dorsalen Ende der Labyrinthanlage. Die ektodermale Verbindung bei Hühnern hat gewöhnlich ihren Platz an der lateralen Wand des Ductus endolymphaticus ventral vom dorsalen Ende, wogegen sie bei der Ente sich ähnlich verhält wie beim Kaninchen und Schwein. Mit der Entwicklung des Ductus endolymphaticus hat er¹⁾ weder beim Huhn noch bei der Ente etwas zu tun.“

4. „Der Ductus endolymphaticus bei *Chrysemys marginata* und *Chelydra serpentina* entwickelt sich aus einer Ausbuchtung des kaudo-dorso-medialen Randes der Labyrinthanlage und wächst davon in dorsaler Richtung aus, wobei die ektodermale Verbindung wegen des schnellen Wachstums des Ductus endolymphaticus allmählich ihren Platz auf dessen lateraler Fläche erhält, aber nichts mit der Entwicklung des Ductus endolymphaticus zu tun hat.“

5. „Beim Frosch entwickelt sich der Ductus endolymphaticus aus einer selbständigen Ausstülpung am dorsalen Ende der Labyrinthanlage schon zu einem Zeitpunkt, wo dieselbe noch nicht geschlossen ist.“

6. „Der Ductus endolymphaticus bei *Lepidosteus osseus* und *Salmo iridis* entwickelt sich als eine selbständige Ausstülpung an der dorso-medialen Wand der Labyrinthanlage nach dessen Abschnürung vom Ektoderm und wächst nachher in dorsaler Richtung Seite an Seite mit dem übrigen Labyrinth.“

7. „Der Ductus endolymphaticus beim Selachier *Torpedo ocellata* entsteht aus der, einen Kanal umschliessenden, ektodermalen Verbindung, die nach dem unvollständigen Zusammenschluss der Labyrinthanlage entstanden ist und deren in die Länge gehendem Wachstum.“

8. „Der Ductus endolymphaticus bei *Torpedo ocellata* ist höchstwahrscheinlich nicht homolog mit dem Ductus endolymphaticus bei dem Menschen und den übrigen von mir untersuchten Wirbeltieren.“

9. „Der Name Ductus endolymphaticus bei *Torpedo ocellata* sollte darum durch einen geeigneteren Namen ersetzt werden.“

¹⁾ Soll sie heissen.

Eine Besprechung der Resultate und der Untersuchungen Finemans soll erfolgen, nachdem ich meine eigenen Untersuchungen an Schildkröten dargelegt habe. Zunächst nur soviel, dass meine Abweichungen von Fineman nicht in den objektiven Befunden, sondern in der Deutung liegen; teilweise auch in der Nomenklatur. Ich habe schon einmal betont, dass die Arbeit Finemans nicht nur auf breiter Grundlage ruht, sondern auch mit grossem Fleisse ausgeführt ist. Fineman hat eine grosse Anzahl von Modellen gemacht. Leider ist die Wiedergabe der Modelle vielfach nicht glücklich und der Mangel einer gleichmässigen Orientierung erschwert den Überblick.

Eigene Untersuchungen.

Ich lege, obwohl ich eine grössere Zahl von Serien durchgesehen habe, dieser Darstellung nur elf Embryonen, zehn von *Chrysemys marginata* und einen von *Aromochelys odorata* zugrunde. Man kann diese Embryonen in drei Gruppen einteilen.

1. Embryonen vor dem Verschluss des Hörbläschens. Von solchen werden sechs besprochen, alle von *Chrysemys marginata*.

2. Embryonen nach eben erfolgtem Verschluss, in denen noch ein Zusammenhang des Ohrbläschens mit dem Mutterboden bestand. Ich bespreche hier Serien durch drei solcher Embryonen, — zwei *Chrysemysembryonen* und einen Embryo von *Aromochelys*.

3. Embryonen nach vollständiger Lösung der Ohrblaschen vom Ektoderm. Ich habe von solchen Embryonen fünf untersucht, berücksichtige hier aber nur zwei.

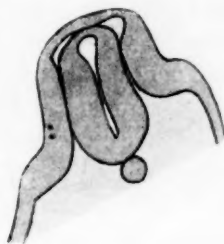
Ich beginne mit einem Embryo von *Chrysemys marginata* (Bez. v. G. 6), der von der Scheitelbeuge abgesehen noch vollkommen gestreckt war. Seine Länge betrug 4 mm. Er hatte etwa elf Ursegmentpaare und im Grunde der Medullaranlage konnte man kaudal einen weit offenen *Canalis neurentericus* erkennen. Die Textfig. 1a—1m geben Querschnitte durch die Ohrgegend dieses Embryo in kranio-kaudaler Reihenfolge. Beiderseits sind die noch weit offenen Ohrgrübchen getroffen. Ein Verschluss dieser Ohrgrübchen beginnt von der ventro-kaudalen Seite her. Hier erkennt man die „ventrale Lippe“ des Ohrgrübchens schon deutlich. Von einer „dorsalen Lippe“ ist keine Spur vorhanden, wohl aber ist die Stelle der späteren dorsalen Kante des Ohrbläschens schon zu erkennen, die zur Spitze des *Recessus labyrinthi*



1a



1b



1c



1d



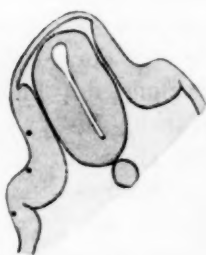
1e



1f



1g



1h



1i



1k



1l



1m

14*

wird. Um einen Einblick in die Wachstumsverhältnisse zu geben, habe ich die Lage der Kernteilungen im Gebiete der Ohranlagen als Punkte eingetragen. Es ergibt sich keine besondere Anhäufung der Kernteilungen kaudo-ventral. Jedenfalls finden wir in Fig. 1f, i und k Kernteilungen ganz dorsal, in der Gegend der Anlage, welche später den Recessus labyrinthi entstehen lässt.

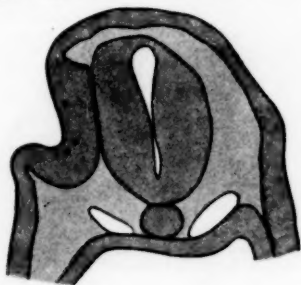
Der nächstältere Embryo, den wir hier berücksichtigen wollen, ist durch v. Alten in seiner Arbeit „Beitrag zur Entwicklung des Kiemendarms einer Schildkröte (*Chrysemys marginata*)“ (dies Archiv Bd. 87, S. 596) als Textfigur 2 abgebildet worden. v. Alten bezeichnet ihn als Stadium 2 (Bez. v. G. 1). Die grösste Länge des Embryo beträgt 4,5 mm, die Zahl seiner Ursegmentpaare 14. Vergleicht man ihn mit den Eidechsenembryonen der Peterschen Normentafel, so würde er etwa dem Embryo Nr. 54 oder 55 entsprechen. Auch hier kann man feststellen, dass der Verschluss der Ohrgrübchen in kaudo ventrodorsaler Richtung erfolgt. Die Figuren 2a—2g' geben die Umrisse einer Reihe von 32 Schnitten in kranio-kaudaler Richtung. Auch bei diesen Bildern ist wie bei den vorigen die Lage der Kernteilungen durch Punkte angegeben. Man erkennt leicht, dass die Ohrgrübchen noch weit offen sind. Eine dorsale Lippe fehlt, doch ist die Stelle der dorso-kaudalen Kante des Ohrbläschens, die zur Entwicklung des Recessus labyrinthi Beziehungen hat, wohl zu erkennen. Die ventrale Lippe ist gut entwickelt, doch ist sie nicht allein für die Entwicklung des Ohrbläschens verantwortlich zu machen. Betrachten wir nämlich die Häufung der Kernteilungen in den Figuren 2_m und 2_r, so wird man doch wohl zu der Anschauung kommen, dass neben der Faltenbildung auch eine kräftige Einwucherung solider Zellmassen statt hat.

Der Embryo, zu dem wir uns nun wenden, ist der Repräsentant des Stadiums 3 v. Altens. Das Stadium entspricht Nr. 61 bis 62 der Peterschen Normentafel der Eidechse. Die grösste Länge des Embryo beträgt 4 mm, er hat 18—19 Ursegmentpaare aufzuweisen. Für seine weitere Charakterisierung verweise ich auf v. Alten (Bez. v. G. 2).

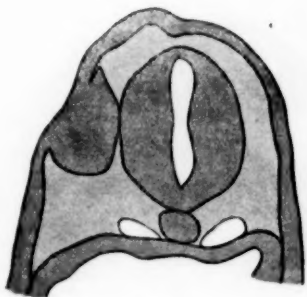
Die Ohrbläschen nähern sich dem Schluss. Links ist ihre Öffnung auf sechs, rechts sogar nur noch auf vier Schnitten von 7,5 μ Dicke getroffen.



2a



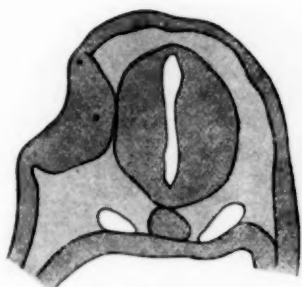
2e



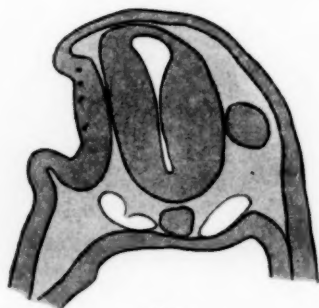
2b



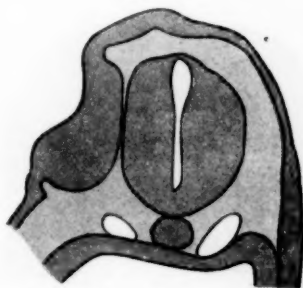
2f



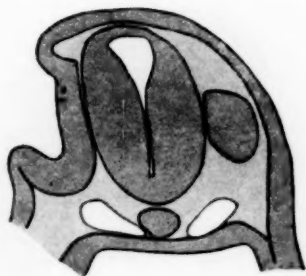
2c



2g



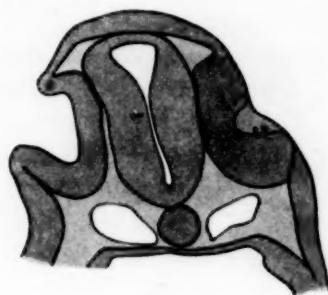
2d



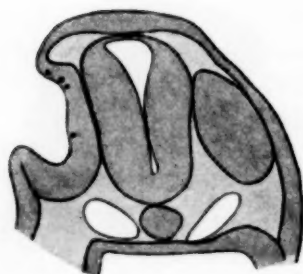
2h



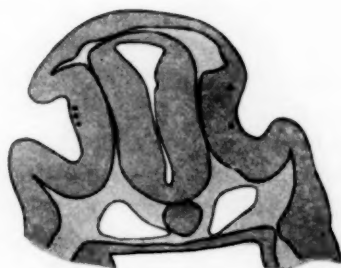
2i



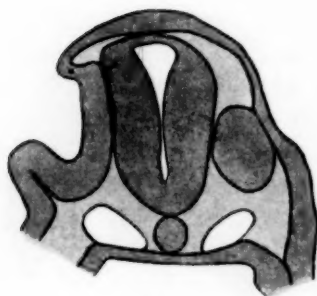
2n



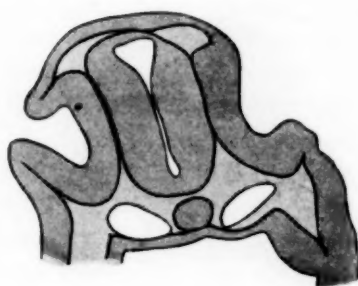
2k



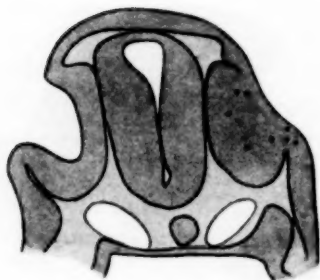
2o



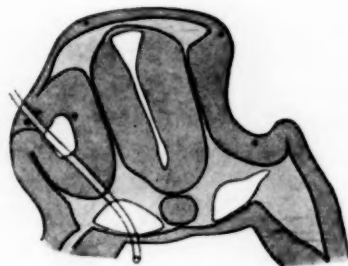
2l



2p



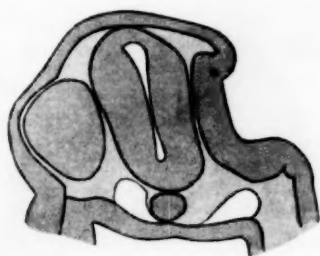
2m



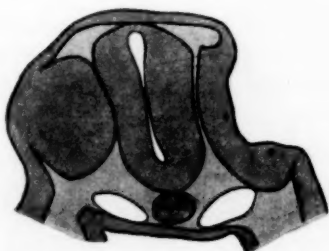
2q



2 r



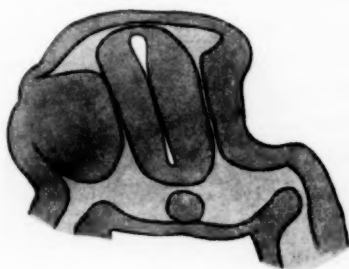
2 v



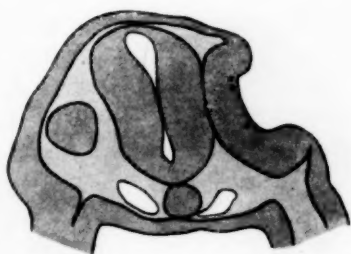
2 s



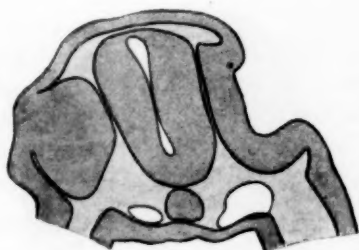
2 w



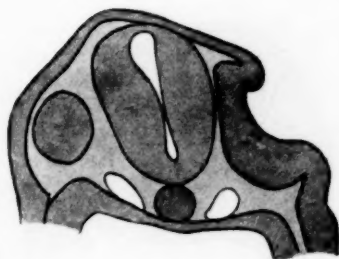
2 t



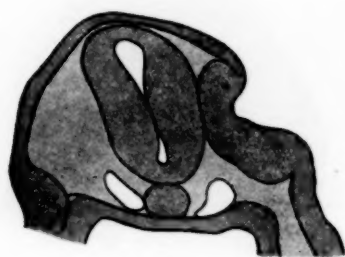
2 x



2 u



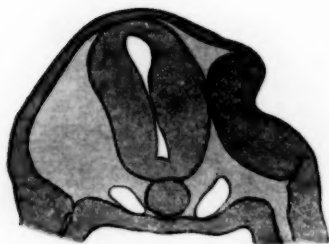
2 y



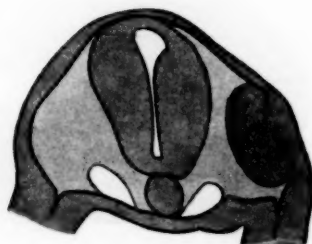
2 z



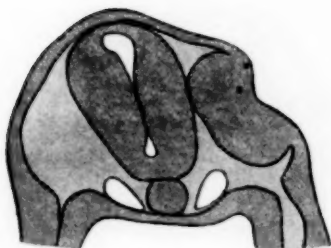
2 d¹



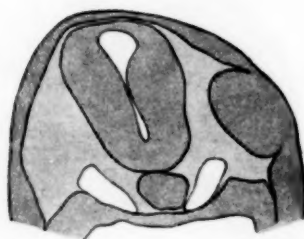
2 a¹



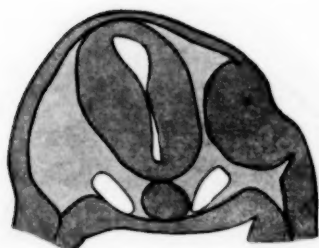
2 e¹



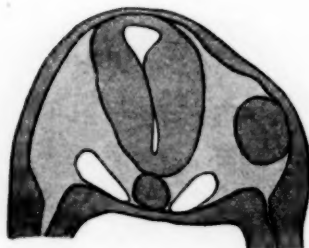
2 b¹



2 f¹



2 c¹



2 g¹

Beide Ohrbläschen wurden bei 133,3:1 modelliert und sind in den Tafelfiguren 1a und 2a von der lateralen und in den Figuren 1b und 2b von der medialen Seite bei 100facher Vergrößerung wiedergegeben. Die Zeichnungen sind wie alle dieser Art mit Hilfe des Diopetrographen entworfen. Die Schnittrichtung entspricht den Linien am Rande der Tafel. Von lateral bzw. von medial gesehen erscheinen die Ohrbläschen birnförmig. Ihr spitzer Pol ist dorso-kranial gerichtet. Man kann an ihnen unterscheiden eine laterale und eine mediale Fläche und einen dorso-kaudalen und einen vorderen Rand. Auf der lateralen Fläche befindet sich, dem spitzen Pol genähert, die Öffnung des Ohrbläschens. Die Öffnung ist etwas in die Länge gezogen, entsprechend der längsten Ausdehnung des Ohrbläschens. Die Öffnung misst rechts 0,041 mm, in der grössten Ausdehnung 0,015 mm senkrecht darauf. Die Spitze überragt den oberen Rand der Öffnung um 0,075 mm, das untere etwas aufgetriebene Ende ist 0,1575 mm vom unteren Rande der Öffnung entfernt. Die Gesamtentfernung vom spitzen zum stumpfen Pol des Bläschens beträgt 0,255 mm. Alle diese Maße sind direkt mit dem Gleitzirkel genommen, ebenso die sonst von den Modellen angegebenen Maße. Am linken Ohrbläschen ist die grösste Ausdehnung der Öffnung 0,045 mm, senkrecht darauf messen wir 0,015 mm. Die Spitze des Hörbläschens überragt den oberen Rand der Öffnung um 0,0525 mm. Das untere Ende ist 0,165 mm vom unteren Rande der Öffnung entfernt. Die grösste Entfernung vom spitzen zum stumpfen Pol beträgt direkt gemessen 0,2475 mm.

Die mediale Fläche beider Ohrbläschen ist muldenförmig ausgehöhlt. Diese Aushöhlung ist dadurch zustande gekommen, dass die Ohrbläschen sich einem Neuromer des Metencephalon fest anlegen und dieses sich auf der medialen Fläche abdrückt (Textfigur 3). Jenseits der so entstandenen Mulde weitet sich das Ohrbläschen aus, und diese Ausweitung macht sich auf dem unteren Teil der medialen Wand geltend, ihre Wölbung geht auf die laterale Wand über, und diese erscheint in ihrer ganzen Ausdehnung



Fig. 3.

bis gegen die dorso-kaudale Kante hin sackförmig vorgewölbt.

Der spitze Pol ist durch eine seichte Furche gegen die dorso-kaudale Kante des Ohrbläschens abgesetzt und geht ohne Abgrenzung in die vordere Kante über. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass wir in diesem spitzen Ende des Ohrbläschens und in einem Teile der dorso-kaudalen Kante Gebilde haben, welche zur Bildung des Recessus labyrinthi beitragen. Der nächstältere Embryo, dessen Labyrinthanlagen ich wenigstens in ihren dorsalen Teilen modelliert habe, ist ein Embryo von 22—23 Ursegmentpaaren; aus der Anzahl der Schnitte bestimmt, beträgt die Länge des Embryo 3,5 mm. Bei dieser Länge ist die Schrumpfung in Paraffin und die inzwischen aufgetretene Nackenkrümmung des Embryo zu berücksichtigen. Die übrigen Embryonen sind in Celloidin-Paraffin eingebettet. Der Embryo repräsentiert v. Altens Stadium 4, in Altens Arbeit kann man die genauere Charakterisierung nachlesen. Trotzdem die Ohrbläschen grösser sind, ist in ihrer Gestalt keine wesentliche Änderung eingetreten.

Die Öffnung des Ohrbläschens beträgt rechts nach seiner grössten Länge gemessen 0,045 mm, senkrecht dazu 0,015 mm; links 0,025 mm in die Länge und 0,0075 mm senkrecht dazu. Die Öffnung liegt rechts wie links ganz im Bereich der Anlage des Recessus labyrinthi.

Der Embryo von *Chrysemys marginata* v. G. 3 hatte bei ausgesprochener Zusammenkrümmung eine grösste Länge von

5,5 mm. Die Tafelfiguren 3 a und 3 b stellen sein rechtes Ohrbläschen von lateral und medial dar, die Tafelfiguren 4 a und 4 b das linke. In der Textfig. 4 ist ein Schnitt wiedergegeben, welcher beide Ohrbläschen getroffen hat.

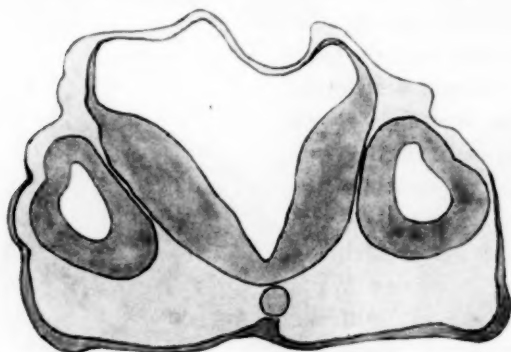


Fig. 4.

Die Öffnungen der Ohrbläschen sind nur noch ganz klein und rundlich. Sie liegen vollkommen im Bereich der Anlage des Recessus labyrinthi, ganz gegen sein oberes, dem spitzigen Pol des Ohrbläschens entsprechendes Ende zu. Die Anlage des Recessus geht ohne Grenze in die dorso-kaudale Kante des Ohrbläschens über. Besonders das Modell des rechten Ohrbläschens ist lehrreich, weil es zeigt, wie die ursprünglich dorso-kaudale Kante des Bläschens sekundär auf die mediale Seite verlagert wird. Es geschieht das dadurch, dass das Material, aus dem sich später die vertikale Taschenfalte bildet, stärker wuchert und sich durch eine Rinne gegen die dorso-kaudale Kante absetzt. Diese Abgrenzung setzt sich weit auf die laterale Wand fort, während sie auf der medialen Wand kaum zu verfolgen ist.

Auf der Textfig. 5 erkennt man rechts wie links im Schnitte bereits das Anlagegebiet der vertikalen Bogengangtasche. Besonders deutlich abgegrenzt erscheint es links im Bilde.

Wenig weiter als bei dem Embryo *Chrysemys marginata* v. G. 3 sind die Ohrbläschen bei dem Embryo *Chrysemys marginata* v. G. 4 entwickelt. Beide Ohrbläschen stehen noch durch eine feine Öffnung mit der Aussenwelt in Verbindung. Die Spitze der Anlage des Recessus labyrinthi ragt weiter über die Öffnung hinaus als beim vorher beschriebenen Embryo. Die mediale Fläche liegt einem Neuromer des Metencephalon dicht an und wird durch dasselbe in seiner Gestalt beeinflusst: sie zeigt dem Neuromer entsprechend eine ausgesprochene Konkavität. Auf der lateralen Wand grenzt sich das Material der vertikalen Bogenfalte gegen die dorsale Kante mit der Anlage des Recessus labyrinthi ab. Dass dies die Verlagerung der dorso-kaudalen Kante auf die sekundäre mediale Fläche einleitet, wurde schon hervorgehoben. Die Entfernung vom schmalen proximo-dorsalen Pol des Ohrbläschens zum kaudo-ventralen beträgt rechts 0,45 mm; die Mitte seiner Öffnung liegt 0,075 mm vom proximalen, 0,375 mm vom kaudo-ventralen Pol entfernt. Die entsprechenden Maße betragen am linken Ohrbläschen 0,4275 mm, 0,0825 mm und 0,345 mm.

Die Textfiguren 5—7 geben drei Schnitte durch die Ohrgegend des Embryo. In Fig. 5 ist die Öffnung des linken, in der Fig. 6 fünf Schnitte von 7,5 μ Dicke weiter kaudal die

Öffnung des rechten Ohrbläschens dargestellt. Den Schnitt weitere acht Schnitte von $0,75 \mu$ kaudal gibt Fig. 7 wieder. Man erkennt auf diesen Figuren die nahe Anlagerung der Hörbläschen gegen die Gehirnanlage und die von der lateralen Wand des Hörbläschens gegen die Epidermis sich vorwölbende vertikale Taschenfalte. Nebenbei sei hervorgehoben, dass Kernteilungen im Gebiete der Anlage des Recessus labyrinthi durchaus nicht spärlich sind.



Fig. 5

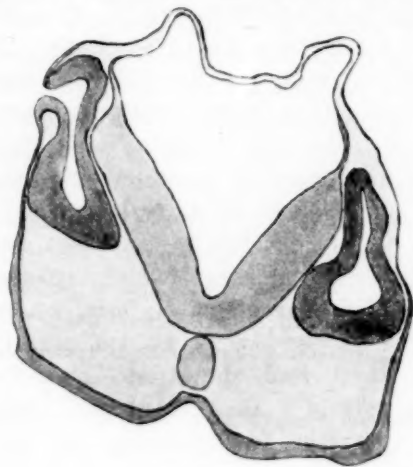


Fig. 6

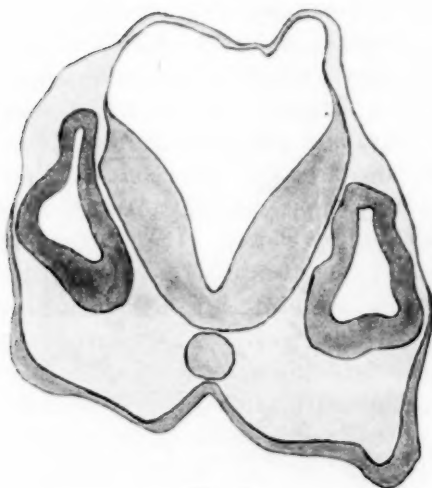


Fig. 7

Wir kommen jetzt zu der zweiten Gruppe von Embryonen, zu den Embryonen, bei welchen das Hörbläschen zwar nach aussen abgeschlossen ist, aber ein ektodermaler Strang noch die Verbindung mit seinem Mutterboden herstellt und die Stelle erkennen lässt, an der es zuletzt mit der Aussenwelt in Verbindung stand.

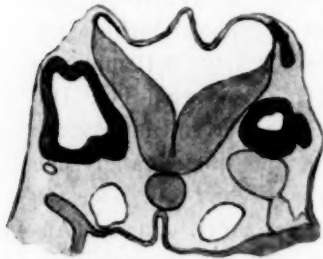
Ich bespreche in dieser Gruppe von Em-

bryonen zuerst den Embryo *Emys marginata* O; der als älter als der Embryo C der v. Altenschen Arbeit bezeichnet ist. Die Serie ist leider beschädigt, doch lässt sich das linke Ohrbläschen ganz und wenigstens ein wichtiger Teil des rechten rekonstruieren. In den Tafelfiguren 7a—7c ist das linke Ohrbläschen von lateral, von medial und nach Abtragung seines unteren (ventro-kaudalen) Teiles von ventro-kaudal dargestellt. Das Verständnis der Modelle wird durch eine Anzahl von Schnittbildern (Textfig. 8—16) unterstützt. Die Schnitte folgen sich in kranio-kaudaler Richtung. In Textfigur 8 ist auch noch die rechte Körperhälfte mit der rechten Ohranlage mit zur Darstellung gebracht. Von der Spitze des Recessus labyrinthi, der dem Dach des vierten Ventrikels aufliegt, bis zum kaudo-ventralen Pol misst das linke Ohrbläschen 0,58 mm. Die Verbindung mit der Epidermis liegt 0,12 mm von der Spitze des Recessus, 0,46 mm vom kaudo-ventralen Pol. Die Wurzel des Recessus beginnt sich gegen das übrige Ohrbläschen abzugrenzen. Die Anlage der vertikalen Bogengangtasche schiebt sich dorsalwärts, und das Ursprungsgebiet des Recessus labyrinthi wird so sekundär nach medial verlagert. In der Ansicht vom Inneren des Ohrbläschens sieht man das in der Tafelfigur 7c. Der kraniale Teil der Labyrinthanlage überragt die Wurzel des Recessus labyrinthi nur wenig; ein Beweis dafür, dass der Recessus bis jetzt im wesentlichen nicht durch Abschnürung der dorso-kaudalen Kante der früheren Stadien entstanden ist. Auf der rechten Seite scheinen ganz entsprechende Verhältnisse vorgelegen zu haben.

Die Ansicht der Einmündungsstelle des Recessus labyrinthi geben die Tafelfig. 7c und die Textfiguren 10—16. Man sieht, dass die Einmündungsöffnung des Recessus labyrinthi ziemlich eng ist und in eine kurze Rinne übergeht. Spuren einer Abschnürungsnäht konnte ich nicht auffinden. Lateral von der Einmündung sieht man auch von innen her die Falte, welche sich infolge des dorsalwärts gerichteten Wachstums der vertikalen Taschenanlage bildet; auch auf den Schnittbildern ist sie zu erkennen.

Der Embryo *Chrysemys marginata* B v. Alten ist in Altens Arbeit (dieses Arch., Bd. 87, Taf. XXXI, Fig. B) durch die Abbildung seines Kopfendes genügend charakterisiert. Er ist ganz auffallend klein. Das linke Ohrbläschen misst von der

Spitze des Recessus labyrinthi bis zum kaudo-ventralen Pol 0,53 mm. Die Verbindungsstelle des Recessus labyrinthi ist 0,11 mm von seiner Spitze, 0,42 mm vom kaudo-ventralen Pol des Ohrbläschens entfernt. Die Länge des Recessus labyrinthi, dessen distaler Teil sich bereits zum Saccus endolymphaticus zu erweitern beginnt, von der Spitze bis zur Mitte seiner Basis gemessen, wo diese an die vertikale Bogentasche angrenzt, beträgt 0,23 mm. Die Verbindungsstelle mit der Epidermis liegt 0,11 mm von der Spitze des Recessus, 0,12 mm von der Mitte der Basis, in dem Gebiet des Recessus, das bereits als dem späteren Saccus angehörig zu erkennen ist.



8



9



10



11



12



13



14



15



16

Die Basis des Recessus labyrinthi ist durch die vertikale Bogengangtasche medialwärts verdrängt, und so kann man, falls man von diesem Stadium ausgeht, sagen: der Recessus labyrinthi nimmt seinen Ursprung von der medialen Wand des Ohrbläschens. Ein grosser Teil dieser „medialen“ Wand ist aber, das darf man nicht aus dem Gedächtnis verlieren, erst sekundär durch die Bildung der vertikalen Bogentasse medialwärts verschoben worden, und so kann ich es nicht als berechtigt anerkennen, dass man den Recessus labyrinthi schlechthin als ein Produkt der medialen Wand des Ohrbläschens erklärt. Betrachtet man die Einmündung des Recessus labyrinthi in das Ohrbläschen vom Lumen des Ohrbläschens her, so erscheint sie als ein ziemlich weiter, in die Länge gezogener Spalt, welcher lateral durch die Falte, welche die vertikale Bogengangtasche von der Basis des Recessus labyrinthi trennt, begrenzt wird. Kranial sowohl wie kaudal biegt diese Falte ein wenig nach medialwärts um, so dass auch kranial und kaudal eine Begrenzung gegeben ist. Medial grenzt sich die Öffnung nicht deutlich gegen die mediale Wand des Alveus ab.

Die Maße des rechten Ohrbläschens sind: Spitze des Recessus zum kando-ventralen Pol 0,53 mm; Spitze des Recessus zur Verbindung mit der Epidermis 0,13; Verbindung mit der Epidermis zum ventro-kaudalen Pol 0,40 mm.

Die Länge des Recessus labyrinthi beträgt 0,25 mm. Die Verbindung des Recessus mit der Epidermis ist 0,12 mm von der Spitze, 0,13 von der Mitte der Basis entfernt. Wie in den Maßen, so stimmt auch sonst das rechte Ohrbläschen im wesentlichen mit dem linken überein.

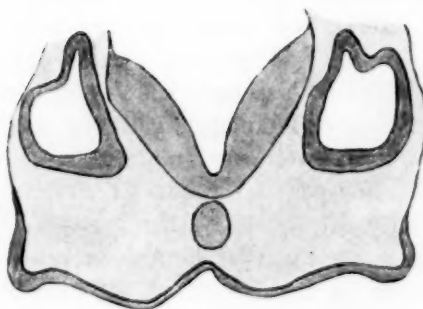
Ich gebe von dem rechten Ohrbläschen in den Tafelfiguren 8a—c drei Abbildungen, von lateral, von medial und nach Eröffnung des Ohrbläschens von lateral und ventral auf die Einmündungsstelle des Recessus labyrinthi gesehen. Die Textfiguren geben vier Schnitte, auf denen beide Ohranlagen getroffen sind, in kranio-kaudaler Richtung. Dem am weitesten kranial gelegenen Schnitt entspricht Textfig. 17, links in der Figur ist nur der Recessus labyrinthi getroffen. Er hat sich hier schon zum Saccus zu erweitern begonnen. Rechts in der Figur ist die Abschnürungsstelle des Recessus kenntlich, es ist nur die Wand des Lumens des Alveus noch nicht getroffen.



17



18



19

Textfigur 18 entspricht einem $40\ \mu$ weiter kaudal gelegenen Schnitt. Der Verbindungsstrang der Saccusanlage mit der Epidermis ist jetzt auf der linken Seite der Figur zu sehen. Auf der rechten Seite der Figur erkennt man die Einmündungsstelle des Recessus labyrinthi. Man sieht gut, wie diese durch die vertikale Bogenangantasche sekundär medialwärts verlagert wird. In der gleichen Beziehung ist auch Textfigur 19, $50\ \mu$ weiter kaudal gelegen, lehrreich. Der Schnitt, dem die Textfigur 20 entspricht, liegt $80\ \mu$ weiter kranial.

Wir kommen jetzt zu Stadien von Chrysemys, bei welcher die Verbindung des Ohrbläschens mit der Epidermis geschwunden ist. Das Kopfbende von Chrysemys D ist in der Arbeit von v. Alten abgebildet und der Embryo dadurch charakterisiert. Die rechte Labyrinthanlage ist vollständig, die linke nur teilweise modelliert, soweit nämlich, dass die Einmündungsverhältnisse des Recessus labyrinthi in den Alveus dar-

gelegt werden konnten. Das Modell des rechten Labyrinthes geben die Tafelfig. 9a—9c wieder. Der Recessus labyrinthi hat sich in den Ductus endolymphaticus im engeren Sinne und in den Saccus endolymphaticus gegliedert, der obere Rand der verti-



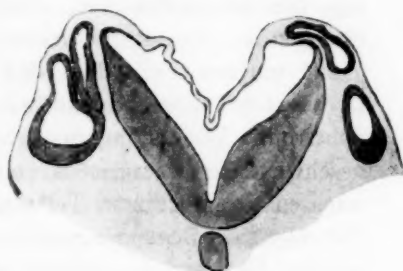
20

kalen Bogengangfalte fällt etwa mit dieser Grenze zusammen.

Die Einmündungsverhältnisse sind noch ähnlich wie beim Embryo B. Eine Verlängerung des Ductus endolymphaticus durch Abschnürung vom Alveus durch Nahtbildung liess sich nicht nachweisen. Neben der vertikalen Bogengangtasche ist auch die horizontale Bogengangtasche und noch deutlicher die Lagena zu erkennen.



21



22

Betrachtet man die Labyrinthanlage von medial (Tafelfig. 9b), so kann man das Gebiet der lateralen Wand, das sekundär medialwärts verlagert wurde, noch sehr wohl unterscheiden und auch jetzt noch erkennen, dass der Recessus labyrinthi seinen Ursprung nicht von der primären medialen Wand des Ohrbläschens nimmt.



23

Fast noch besser als auf den Abbildungen der Modelle tritt das auf den Abbildungen der Schnitte hervor, welche in den Textfig. 21—23 wiedergegeben sind. Die abgebildeten Schnitte folgen einander in kaudo-kranialer Richtung. Man beachte die Lagerung des Saccus endolymphaticus dorsal von dem Dach des vierten Ventrikels und die vertikale Bogengangtasche, welche sich lateralwärts von dem Recessus labyrinthi aufwärts schiebt. Ich verweise dabei besonders auf die linke Seite der Fig. 22. Es ist auch die linke Seite des Embryo. Auch die Dünne der Wand der vertikalen Bogengangtasche ist beachtenswert. Der Schnitt der Textfig. 22 liegt $60\ \mu$ kranial von dem Schnitt der Fig. 21, der Schnitt der Fig. 23 wieder $60\ \mu$ weiter kranial.

Noch etwas weiter entwickelt als bei dem Embryo *Chrysemys marginata* D ist der Embryo *Chrysemys marginata* E, auch sein Kopfende ist bei v. Alten abgebildet. Die linke Labyrinthanlage konnte ganz, die rechte zum grössten Teil modelliert werden. In Tafelfig. 10a stellt die linke Anlage von lateral, die Fig. 10b von medial dar. Tafelfig. 10c zeigt einen Blick in das Ohrbläschen von lateral, nachdem der grösste Teil der lateralen Wand entfernt ist. Man blickt auf die Einmündungsstelle des Recessus labyrinthi. Wie schon hervorgehoben, ist die letzte Spur einer Verbindung des Ohrbläschens mit dem Mutterboden geschwunden. Der Saccus endolymphaticus ist beträchtlich gewachsen und liegt zum Teil auf dem Dach des vierten Ventrikels. Die vertikale Bogengangtasche erreicht mit ihrem oberen Rande gerade die Grenze zwischen dem Saccus endolymphaticus und dem definitiven Ductus endolymphaticus.

Neben der vertikalen Bogengangtasche ist auch die horizontale Bogengangtasche und die Lagena gut zu erkennen. Der Recessus labyrinthi mündet (vergl. Tafelfig. 10c) mit einer rundlichen Öffnung in eine kleine elliptische Grube, die lateral von der Falte zwischen vertikaler Bogengangtasche und der Basis des Recessus labyrinthi umzogen wird, medial keine deutliche Abgrenzung hat. Entsprechend dieser Grube haben wir an der sekundären medialen Wand eine Vorwölbung (Tafelfig. 10b). Rechnet man diese Grube noch zum Recessus labyrinthi, so beträgt die Länge der medialen Wand des Ductus endolymphaticus im engeren Sinne 0,26 mm. Die der Grube entsprechende Vorwölbung hat eine Länge von 0,12 mm, die laterale Wand hat

eine Länge von 0,14 mm. Die Länge des Saccus endolymphaticus der Krümmung nach mit einem biegsamen Draht gemessen 0,33 mm. Die Höhe der vertikalen Bogengangtasche von dem Wulst, den sie gegen das Lumen des Ohrbläschens neben der Einmündungsstelle des Recessus labyrinthi bedingt, bis zum Rande beträgt 0,17 mm.

Die Verhältnisse an der linken Labyrinthanlage liegen ganz entsprechend, nur dass die Grube, in welche der Recessus labyrinthi einmündet, auf der Aussenfläche sich nicht so stark vorwölbt.

Anhangsweise seien dann hier noch die beiden Labyrinthanlagen eines Embryo von *Aromochelys odorata* (Bezeichnung nach v. Alten F) beschrieben.

Die vertikale und die horizontale Bogengangtasche ist angelegt. Die Anlagen sind noch sehr weit. Auch die Anlage der Lagena ist deutlich zu erkennen. Der Teil des Recessus labyrinthi, der zum Saccus endolymphaticus wird, überwiegt den zum definitiven Ductus endolymphaticus werdenden Teil beträchtlich. Der definitive Ductus endolymphaticus ist dementsprechend sehr kurz. Während der rechte Ductus endolymphaticus auf seiner lateralen Fläche noch mit der Epidermis in Beziehung steht (Tafelfig. 11 a), ist von Resten einer Verbindung links (Tafelfig. 12 a) nichts mehr zu finden. Auch auf der rechten Seite freilich ist die Trennung eingeleitet, aber eine leichte Verdickung der Epidermis steht doch noch in unmittelbarer Berührung mit einem entsprechenden Fortsatz des Hörbläschens, der, wie die Textfig. 25 und 26 zeigen, im Bereich des Saccus endolymphaticus E gelegen ist. Es handelt sich hier ganz unzweifelhaft um das letzte Stadium der Abschnürung des Hörbläschens von der Epidermis.

Die Grube, in welche der Recessus labyrinthi von dorsal her einmündet, wölbt die Wand an beiden Labyrinthen, wie bei dem des Embryo *Chrysemys marginata* rechts, deutlich vor (Tafelfig. 11 b und 12 b). Eine Nahtbildung lässt sich nicht nachweisen. Sollte der Bereich der Grube durch Abschnürung in den Recessus labyrinthi aufgenommen werden, so würde man, trotzdem das Gebiet, um das es sich handelt, jetzt an der medialen Wand des Labyrinthes liegt, doch beachten müssen, dass es augenscheinlich der kaudo-dorsalen Kante der jüngeren Stadien des Ohrbläschens entspricht und erst sekundär durch die Entwicklung der vertikalen Taschenfalte medialwärts verlagert wurde.

Die Einmündungsverhältnisse des Recessus labyrinthi in die Labyrinthanlagen zeigen die Tafelfig. 11c und 12c. Die Hohlräume der Hörbläschen sind von lateral her eröffnet und man blickt auf die Einmündungsstellen der Recessus, den von medial her an der Aussenfläche erkennbaren Vorwölbungen entsprechen hier Einsenkungen.

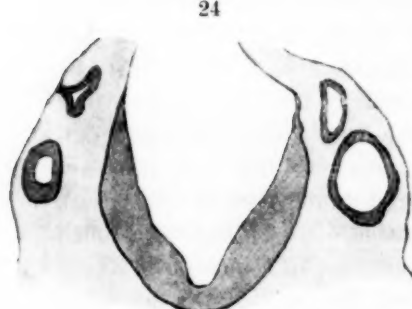
Die Textfig. 24—30 erläutern die Verhältnisse der Abschnürung des Saccus endolymphaticus von der Epidermis und die Einmündungsverhältnisse des Recessus labyrinthi noch etwas weiter. Textfig. 24 zeigt links in der Figur, der rechten Labyrinthanlage angehörig, einen Fortsatz des Saccus endolymphaticus, der gegen die Epidermis gerichtet ist. Die Epidermis ist an dieser Stelle noch nicht verdickt. Der nächste Schnitt (Textfig. 25) zeigt auch im Gebiete der Epidermis an entsprechender Stelle einen kleinen Fortsatz und beide Fortsätze berühren sich auf diesem Schnitte unmittelbar. Die Schnittdicke der Serie beträgt 10μ .



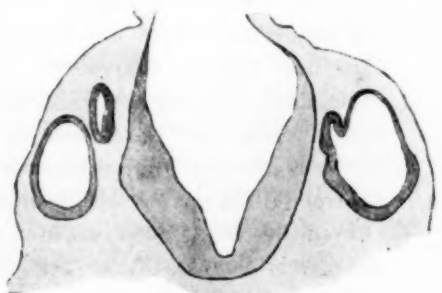
24



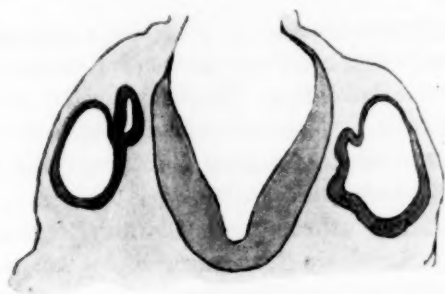
26



25



27



28



29



30

Der Schnitt der Textfig. 26 liegt 70 μ weiter kaudal. Wir sehen rechts in der Figur, wie sich der Recessus labyrinthi in das linke Hörbläschen öffnet. Die Textfig. 27, 28, 29 und 30 stellen Schnitte 20 μ , 40 μ , 60 μ und 90 μ weiter kaudal dar. Auch sie dienen zur Erläuterung der Einmündungsverhältnisse des Recessus labyrinthi in die Labyrinthanlage. Man kann an ihnen das Grübchen erkennen, in das der Recessus einmündet, auch eine Zweiteilung, wie sie ja auch in der Ansicht des Modells besonders an der rechten Seite (vergl. Tafelfig. 11b und c) so deutlich in die Erscheinung tritt; ob nicht durch eine leichte Schrumpfung ein wenig übertrieben, mag dahingestellt bleiben.

Überblicken wir die Befunde, welche soeben geschildert wurden, noch einmal im Zusammenhang, so können wir bei der untersuchten Schildkröte bereits sehr frühzeitig, bei noch recht weit offenen Hörbläschen, Teile feststellen, welche in die Anlage des Recessus labyrinthi übergehen. Diese können auf Schnitten gegebenenfalls das Vorhandensein einer dorsalen Verschlusslippe vortäuschen, trotzdem eine solche in Wirklichkeit fehlt. Engt sich die Öffnung des Gehörbläschens mehr ein, so finden wir sie ganz im Bereich des Recessus labyrinthi. Nicht nur der die Öffnung überragende zugespitzte kranio-dorsale Pol des Ohrbläschens gehört dem Recessus labyrinthi an, sondern auch ventral davon gelegene Teile der lateralen Wand des Ohrbläschens. Dann setzt sich die Anlage auf die kaudo-dorsale Kante des Ohrbläschens fort, welche mediale und laterale Wand des Ohrbläschens trennt.

Inwieweit der Recessus aus dem eben gekennzeichneten Gebiet so entsteht, dass er, sozusagen, aus eigener Kraft hervorst, oder inwieweit Abschnürungsvorgänge mitspielen, ist mit Sicherheit nicht zu entscheiden. Dass ein lebhaftes Eigenwachstum stattfindet, kann festgestellt werden. Abschnürungsvorgänge sind jedenfalls nicht so deutlich, dass man ihre Spuren in einer Nahtbildung erkennen könnte, doch soll nicht in Abrede gestellt werden, dass die Modelle älterer Stadien es möglich erscheinen lassen, dass der Ductus sich an seiner Basis durch Abschnürung verlängert, ein bindender Beweis dafür erscheint mir aber nicht erbracht zu sein. Sicher unrichtig ist es, den ganzen Recessus labyrinthi durch Abschnürung aus dem Ohrbläschen entstehen zu lassen. Der Beweis dafür ist auch bei anderen Tieren, für die

diese Behauptung aufgestellt wurde, nirgends befriedigend geführt worden. Von grosser Bedeutung scheint mir, um es zu wiederholen, zu sein, dass der Beweis mit Sicherheit geführt werden konnte, dass die Matrix des Recessus labyrinthi ursprünglich nicht, wie mehrere der neuesten Forscher, vor allem auch Fineman, wollen, an der medialen Wand des Ohrbläschens liegt, sondern erst sekundär medialwärts verlagert wird. Nur so lassen sich ja die Beziehungen des Recessus zur Epidermis verstehen. Wie durch Wachstumsverschiebungen diese Verbindung sekundär auf die laterale Wand des Saccus endolymphaticus kommen soll (Fineman), wo wir sie bei *Chrysemys marginata* und *Aromochelys odorata* gefunden haben, ist schwer einzusehen, wenn der Recessus labyrinthi ein Produkt der medialen Wand des Ohrbläschens ist.

Bei *Chrysemys marginata* lässt sich nun nachweisen, dass auch zu einer Zeit, zu der die Öffnung des Ohrbläschens noch deutlich offen ist, auch ventro-kaudal von dieser Öffnung an der lateralen Wand des Ohrbläschens Material liegt, das später dem Recessus labyrinthi angehört, und zwar dürfte die Stelle, an der die Verbindung des ektodermalen Mutterbodens am längsten erhalten bleibt, dem Saccus angehören. Die Verlagerung des Recessus labyrinthi und seiner Matrix findet nun, wie Modelle und Figuren zeigen, dadurch statt, dass sich erst die Matrix der vertikalen Bogengangtasche, dann diese selbst stark entwickelt. Hierdurch wird das Ursprungsgebiet des Recessus labyrinthi medialwärts verlagert und kommt sekundär auf die mediale Wand der Labyrinthanlage zu liegen, welcher er primär nicht angehört.

Wenden wir uns jetzt dazu, den Recessus labyrinthi und seine Abkömmlinge, den definitiven Ductus endolymphaticus und den Saccus endolymphaticus durch die Reihe der Wirbeltiere zu vergleichen, so hat schon die Einleitung gezeigt, dass hier die Meinungen noch sehr geteilt sind. Eine gewisse Unsicherheit und Unklarheit, auch geradezu Missverständnisse, hat verursacht, dass die Bezeichnung Ductus endolymphaticus in doppeltem Sinne gebraucht worden ist. Zunächst synonym mit Recessus labyrinthicus für den ganzen Labyrinthanhang, aus dem sich dann sekundär der definitive Ductus endolymphaticus und der Saccus endolymphaticus differenziert, und dann, ohne dass das besonders hervorgehoben zu werden pflegt, auch nur für den definitiven Ductus endolymphaticus, gegebenenfalls in besonderem Gegensatz

zu dem Saccus. Vielleicht dürfte es sich empfehlen, in Zukunft die Bezeichnung Ductus endolymphaticus nur für den definitiven Gang zu brauchen, von dem sich der Saccus endolymphaticus bereits abgegliedert hat. Da das aber, wenn man die Homologie durch die Wirbeltierreihe durchführen will, z. B. bei dem Unterbleiben einer Gliederung des Recessus labyrinthi in einen Ductus und einen Saccus Schwierigkeiten machen kann, sollte man wenigstens immer deutlich hervorheben, ob man von dem primären Ductus endolymphaticus (= Recessus labyrinthi = Labyrinthanhang) spricht, oder von dem sekundären, der nur den proximalen Teilen des primären entspricht, während die peripheren sich zum Saccus umgebildet haben.

Wenden wir uns jetzt von der Nomenklatur zu den Tatsachen, so kann, glaube ich, nicht der geringste Zweifel darüber bestehen, dass die Recessus labyrinthi der Reptilien mit denen der Säuger und Vögel streng homolog sind. Der Mutterboden für das periphere Ende des Recessus liegt immer an dem dorsalen, zugespitzten Ende des Hörbläschens, und oft ist die Anlage des Recessus schon vor geschehener Abschnürung des Oberbläschens zu erkennen. Ist das nicht der Fall, so braucht uns das an der Homologisierung in keiner Weise irre zu machen. Es handelt sich da um ausserdem noch ziemlich geringfügige zeitliche Verschiebungen. Solche kommen auch bei derselben Art ja zwischen rechts und links vor. Beim Menschen scheinen sie besonders häufig zu sein, was zum Teil wohl darauf zurückzuführen ist, dass vielfach Embryonen untersucht worden sind, die, wenn auch nicht erkennbar krank, doch nicht als vollkommen normal zu bezeichnen sind.

Wie die Zeit der Abschnürung, so spielen auch die Schwankungen in der Stelle des letzten Zusammenhanges des Ohrbläschens mit der Epidermis für die Frage der Homologisierung des Labyrinthanhangs bei Säugern, Vögeln und Reptilien keine Rolle. Bedeutungslos ist sie darum nicht, und dass ich sie bei *Chrysemys marginata* stets im Gebiet des Recessus labyrinthi gefunden, spricht dafür, dass diese Stelle die typische, phylogenetisch bedeutungsvolle ist, und im gleichen Sinne sprechen die Befunde bei Vögeln und Säugern, trotz der apodiktischen Sätze von Fineman. Ich habe bereits in meiner vorläufigen Mitteilung ausgeführt, dass viele Forscher immer noch geneigt sind, von

der Ontogenie eine viel getreuerere und vollständigere Wiederholung der Phylogenie zu erwarten und zu fordern, als sie gibt und geben kann, nicht geben kann schon wegen der für das Leben der sich entwickelnden Keime notwendigen physiologischen Bedingungen. Man braucht dafür ja nur daran zu erinnern, in wie weitgehender Weise die phylogentisch spät erworbene Plazentation die frühen Entwicklungsstufen der plazentaren Säuger und besonders des Menschen beeinflusst. Aber auch, wo die frühzeitig wichtige Funktion nicht so drängend in den Vordergrund tritt, haben wir entsprechende Erscheinungen. Ich will hier nur, um ein Beispiel aus einem ganz anderen Gebiet zu geben, an die Ausführungen von G. Schwalbe über die Jugendformen des Schädels beim Menschen und bei den Affen erinnern, die sich in seinen Studien zur Vorgeschichte des Menschen finden.

Ein anderes Missverständnis wirkt bei Fineman und anderen mit. Er scheint zu glauben, dass ich z. B. angenommen habe, dass der Zellstrang, welcher kurz vor Lösung des Ohrbläschens von der Epidermis sich nachweisen lässt, die Anlage des Recessus labyrinthi wäre. Das habe ich, wie aus dem in der Einleitung Gesagten hervorgeht, weder je ausgesprochen, noch gedacht. Wenn Fineman mit dem leicht zu erbringenden Beweis, dass dies nicht der Fall ist, dass, wie er sagt, „der Ductus endolymphaticus bei diesen Reptilienarten nicht seinen Ursprung aus dem Stiele hat, sondern eine selbständige Ausstülpung an der kaudo-dorso-mediale Wand der Labyrinthanlage darstellt,“ die Bedeutung der Lage dieser Zellverbindung für erledigt ansieht, so ist das doch nicht richtig. Durch die Lage des Stieles lässt sich bei den Schildkröten, und dasselbe gilt für das Huhn wie für die Ente, und für Mensch, Kaninchen und Meerschweinchen, der Beweis erbringen, dass die laterale Wand des Hörbläschens, welche dieser Strang mit der Epidermis verbindet, mindestens sehr erheblich Material zur Bildung des Recessus labyrinthi liefert. Das ist, wie meine eigenen Untersuchungen zeigen, bei *Chrysemys marginata* gerade, weil hier die Stelle früh kenntlich wird, aus der die Spitze des Recessus labyrinthi entsteht, unschwer nachzuweisen. Fineman ist die Bedeutung, welche die Lage des Stieles des Hörbläschens hat, freilich entgangen. Wir lesen bei ihm (S. 63): „Der Stiel, der anfangs an der lateralen Fläche der Labyrinthanlage ventral von deren dorsalen Ende liegt,

nimmt allmählich seinen Platz auf der lateralen Fläche des Ductus endolymphaticus ein, was auf dem schnellen Wachstum desselben beruht.“ Wie das geschehen kann, ist mir unverständlich; die Verlagerung des Stranges auf die laterale Seite des Recessus ist nur dadurch erklärlich, dass ventral von ihm gelegene Teile der lateralen Wand des Ohrbläschens noch in ihn aufgenommen werden. Wie dann die ganze Anlage des Recessus labyrinthi, besonders die Einmündungsgegend des definitiven Ductus endolymphaticus durch das Vorwachsen der vertikalen Taschenfalte sekundär medialwärts verlagert wird, wurde wohl bereits genügend betont. Für die Reptilien, wenn wir von der Beobachtung Krauses an *Coluber natrix*, welche ich in der Einleitung zitiert habe, absehen, bestehen da keine Schwierigkeiten. Weniger klar liegen die Verhältnisse nach den offenbar sehr sorgfältigen Untersuchungen von Fineman bei den Säugern, besonders bei dem Menschen und dem Schwein. S. 16 heisst es über die Verhältnisse beim Menschen bei Fineman: „Diese grossen Ungleichheiten in der Lage der ektodermalen Verbindung, die einmal von der Mitte der Wand der Labyrinthanlage, einmal nahe dem dorsalen Ende derselben ausgeht, scheint mir dafür zu sprechen, dass sie nichts mit dem Ductus endolymphaticus zu tun hat, auch nicht Matrix für denselben sein kann. Dazu kommt noch, dass beim Entwicklungsstadium des 4,5 mm-Embryos (Taf. 1, Fig. 4) die Labyrinthanlage vollständig abgeschnürt und ohne Verbindungsrest nicht das geringste Zeichen einer Anlage des Ductus endolymphaticus zeigt, welcher erst deutlich beim 5 mm-Embryo (Taf. 1, Fig. 5) auftritt. Daher darf man mit vollem Recht folgende Behauptung aussprechen: Der Ductus endolymphaticus beim Menschen hat nichts mit dem embryonalen Stiel der Labyrinthanlage zu tun, sondern tritt ontogenetisch als eine vollkommen selbständige Ausstülpung des dorsalen Endes der Labyrinthanlage auf.“

Für das Schwein lauten die entsprechenden Ausführungen (S. 26): „Betrachtet man die Figuren meiner Modelle von Schweineembryos, so sieht man, dass keines eine ektodermale Verbindung hat, die vom dorsalen Ende der Labyrinthanlage ausgeht. Bei den Embryos, an denen sich Stielreste vorfinden, haben diese ihre Lage 24 μ bis zu 72 μ ventral vom dorsalen Ende.

Besonders möchte ich erwähnen, dass bei einem 7 mm-Embryo die linke Labyrinthanlage in ihrer ektodermalen Verbindung eine Zusammenschliessung zeigt, welche 72μ ventral vom dorsalen Ende liegt. Das gleiche zeigt ein 3,5 mm-Embryo, dessen rechte Labyrinthanlage 96μ ventral von dem dorsalen Ende eine Zusammenschliessungsfuge besitzt, die also die Stelle angibt, wo der letzte Zusammenschluss der Labyrinthanlage stattfand. Dazu kommt, dass 5,5 mm- und 6,6 mm-Embryonen eine beinahe runde Labyrinthanlage haben, die nirgends eine Spur von Stiel, Stielrest oder Anlage des Ductus endolymphaticus zeigt, und dass wir erst in einem späteren Stadium, 6,8 mm-Embryo, eine Anlage des Ductus endolymphaticus vorfinden.“

Es folgt dann etwa der gleiche apodiktische Schluss wie für den Menschen.

Über das Entstehen des Recessus labyrinthi aus der ektodermalen Verbindung brauche ich nach früher Ausgeführtem zu Finemans Sätzen wohl weiter nichts zu sagen. Ebenso ist ohne weiteres klar, dass, wenn die Hörbläschen sich abgeschnürt haben, bevor die Anlage der Recessus labyrinthi oder Teile derselben kenntlich sind, sich daraus kein Schluss dahin ziehen lässt, dass die Abschnürungsstelle mit dem Material für den Recessus keinerlei Beziehungen hat. Natürlich kann, wir werden darauf, wenn wir die Verhältnisse bei Amphibien und vor allem bei Knochenfischen und Ganoiden besprechen, ausführlicher eingehen, zwischen dem Zeitpunkt der Abschnürung des Ohrbläschens und dem des In-die-Erscheinung-tretens des Recessus labyrinthi eine sekundäre Verlagerung des Materials eintreten. Etwas schwieriger liegen die Dinge, wenn man die verschiedene Lage der Epithelverbindung zwischen Labyrinthanlage und Epidermis erklären will. Gewiss können hier geringe zeitliche Verschiebungen in der Differenzierung und im Wachstum des Materials schon beträchtliche Unterschiede hervorrufen. Selbst wenn, wie in dem Falle, den Krause von *Coluber natrix* berichtet, die Verbindung nicht im Bereich der Anlage des Recessus labyrinthi, sondern dicht ventral von ihr liegt, ist die Annahme möglich, dass der ventralste Teil des Gebietes des Recessus hier noch nicht differenziert ist, sondern sich noch weiter ventral differenzieren wird, aber man kann a priori natürlich auch die Annahme nicht zurückweisen, dass eine Änderung der Art des Verschlusses des Ohrbläschens ein-

getreten ist. Der Verschluss erfolgt von kaudo-ventral in kranio-dorsaler Richtung, die Trennung typisch zuletzt in der Nähe des kranio-dorsalen Endes. Es wäre ja möglich, dass der letzte Zusammenhang einmal nicht am kranio-dorsalen Ende der Labyrinthanlage, sondern weiter ventral sich am längsten erhielte. Ziehen wir den Verschluss des Medullarrohres zum Vergleich heran, so lassen sich dort bei grossem Material solche Verschiebungen und Variationen des Verschlussortes wohl auch erkennen. Gewiss werden solche Variationen gelegentlich auch phylogenetisch festgelegt werden können, in anderen Fällen werden sie in das Gebiet des Abnormen oder sogar des Pathologischen gehören. Keinesfalls sind sie als das phylogenetisch Typische zu betrachten.

Wenden wir uns jetzt zu den Amphibien, so ist auch hier nach der Lage, in welcher die Anlage des Recessus labyrinthi deutlich wird, an seiner Homologisierung mit der gleich benannten Anlage bei Sauropsiden und Säugern keinesfalls zu zweifeln, dagegen sagt Okajima für einen Urodelen, *Hynobius* (*Ellipsoglossa*) *nebulosus* (S. 42): „Aus dem eben Auseinandergesetzten ergibt sich, dass die Spitze des Ductus endolymphaticus bei *Hynobius* mit der Abschnürung des Hörbläschens nicht übereinstimmt“ und für den Frosch sagt Fineman (S. 47): „Mit voller Deutlichkeit begründen diese Modelle die Auffassung, dass der Ductus endolymphaticus beim Frosch nichts mit der ektodermalen Verbindung zu tun hat, sondern als eine vollkommen selbständige Ausstülpung des dorsalen Endes der Labyrinthanlage zu betrachten ist.“ Ich bemerke hier zu den Sätzen Okajimas folgendes. Dass die Spitze des Ductus endolymphaticus (gleichbedeutend gebraucht mit Recessus labyrinthi) nichts mit der ektodermalen Verbindung zu tun hat, darauf kommt es nicht an, sondern darauf, dass die Abschnürungsstelle im Bereiche der Anlage des Recessus labyrinthi liegt. Das ist aber nach Okajimas Textfig. 2 (S. 12) durchaus wahrscheinlich. In seiner Textfig. 3 sieht man dann, wie die Anlage des Recessus labyrinthi durch das starke Wachstum der vertikalen Taschenfalte von der lateralen Seite medialwärts verlagert wird.

Dafür, dass die Spitze des Recessus labyrinthi, oder sagen wir sein distalstes Ende, das dem distalen Ende des Saccus labyrinthi entspricht, nicht mit der Stelle, an welcher die Labyrinthanlage zuletzt mit der Epidermis in Verbindung steht,

zusammenfällt, lässt sich ausserdem wohl eine Erklärung finden. Bei Amphibien sowohl als bei Reptilien kann die Ausdehnung des peripheren Endes des Recessus labyrinthi eine ganz ausserordentliche sein. Ich habe dafür bereits in meiner vorläufigen Mitteilung im Anat. Anz. auf die Arbeit Wiedersheims „Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus mit besonderer Berücksichtigung des Aquaeductus vestibuli der Ascalaboten im allgemeinen“ (Morpholog. Jahrb., Bd. 1, 1876) und auf seine Vergleichende Anatomie (7. Aufl., 1909) verwiesen. In der Vergleichenden Anatomie lesen wir, dass „das freie Ende des Ductus endolymphaticus bei vielen Reptilien dicht unter die Schädeldecken (Parieto-occipital-Naht) zu liegen“ kommt und dass bei Ascalaboten der Gang sogar die Schädelkapsel verlässt, sich zwischen die Nackenmuskeln hineindrängt und im Bereich des Schultergürtels zu einem grossen, gelappten Sack anschwillt, von dem sich wurstförmige Ausläufer bis zur Ventralfläche der Wirbelsäule und zum submukösen Gewebe des Pharynx hinunterziehen.

Bei Amphibien kann (Wiedersheim, Vergl. Anat., S. 434) der Ductus endolymphaticus „eine sackartige Erweiterung erfahren und indem die Otolithenmassen enthaltenden Säcke von beiden Seiten entweder an der dorsalen oder zugleich auch an der ventralen Zirkumferenz des Gehirns enge zusammentreten, kann letzteres in einen förmlichen Kalkgürtel zu liegen kommen. Dieses gilt z. B. für die Anuren. Zugleich zieht sich hier der dorsale Teil jenes Kalkgürtels nach rückwärts in ein unpaares Gebilde aus, welches sich dorsal vom Rückenmark liegend durch den ganzen Spinalkanal bis zum Steissbeine erstreckt und in der Höhe der Foramina intervertebralia paarige Querfortsätze erzeugt. Diese begleiten die Wurzel der Spinalnerven durch die Foramina, erreichen die Spinalganglien und bedecken dieselben verschiedenartig, indem sie die sogen. „Kalksäckchen“ bilden.“ Es wächst also ein Teil des Recessus labyrinthi weit über die ursprüngliche Ausmündungsstelle auf der Oberfläche dorsalwärts und gewinnt zweifellos auch eine besondere Bedeutung. Dieser Teil nun der Anlage des Recessus labyrinthi schlägt ontogenetisch vor. Man darf aber diesen zuerst deutlich werdenden Teil des Recessus labyrinthi weder für die Anlage des ganzen Recessus noch für die Anlage des primitiven Teiles des Recessus halten, weil er zuerst deutlich wird, denn es ist eine allgemeine Regel, dass

Organe und Organteile, welche eine besonders starke Ausbildung erlangen, auch wenn sie phylogenetisch erst spät auftreten, ontogenetisch sich bereits frühzeitig zeigen und entwickeln. Ich erinnere dafür noch einmal an die Verhältnisse des Menschen- und Affengehirnes und ihre Bedeutung für die Kopfformen der Menschen- und Affenfeten und -kinder, wie sie G. Schwalbe (l. c.) dargelegt hat.

Bei Reptilien, Vögeln und Säugern lässt sich vielfach einwandfrei nachweisen, dass ein grosser Teil der Anlage des Recessus labyrinthi ventral von dem epithelialen Verbindungsstrange liegt, welcher den letzten Zusammenhang des Labyrinthes mit seinem Mutterboden darstellt. Nichts spricht dafür, dass es bei Amphibien anders ist.

Wenden wir uns von den Amphibien zu den Ganoiden und Knochenfischen. Ich war für diese Tierklassen vor dem Erscheinen der Finemanschen Arbeit — und ich habe das für die Knochenfische in meiner vorläufigen Mitteilung ausgesprochen — über die Homologisierung ihres „Ductus endolymphaticus“ noch zu keinem sicheren Urteil gekommen. Immerhin hielt ich die Homologie für wahrscheinlich und betonte, dass es sich um eine rudimentäre Bildung handle, deren vollständiges Fehlen bei manchen Arten keinesfalls ohne weiteres als Beweis gegen die Homologie anzuführen sei. Noch weniger konnte ich anerkennen, dass das Fehlen eines Saccus endolymphaticus bei Knochenfischen irgendwie entscheidend gegen die Homologisierung spräche. Die Untersuchungen Finemans an *Lepidosteus* und *Salmo iridis* haben mich inzwischen in meiner Ansicht bestärkt, und ich zweifle nicht daran, dass der „Ductus endolymphaticus“ der Teleostier und der Ganoiden dem der anderen Amphibien, Reptilien, Sauropsiden und Säuger zu homologisieren ist. Übrigens konnte ja Fineman bei *Lepidosteus* sogar einen Saccus endolymphaticus nachweisen. Bei den Ganoiden und den Knochenfischen ist, soweit sie bis dahin untersucht wurden, der Recessus labyrinthi ein ausgesprochen zurückgebildetes Organ. Solche Organe und Organteile haben die Neigung, sich in der Ontogenie später anzulegen, als ihnen phylogenetisch zukäme. So nimmt es nicht wunder, dass die Anlage des Recessus labyrinthi erst beträchtliche Zeit nach der vollkommenen Abschnürung der Labyrinthanlage von der Epidermis kenntlich wird. Wenn das nun an

der „medialen“ Wand der Labyrinthanlagen nahe der dorsalen Kante geschieht, so ist nicht anzunehmen, dass das Material für die Anlage des Recessus labyrinthi primär hier gelegen hat. Es lässt sich bei allen anderen Wirbeltieren, welche wir bis jetzt betrachtet haben, nachweisen, dass die Anlage des Recessus labyrinthi beziehungsweise das Material, aus dem sich der Recessus labyrinthi aufbaut, durch die Anlage der vertikalen Bogengangtasche von lateral medianwärts verlagert wird. Das ist ohne jeden Zweifel auch bei den Ganoiden und den Teleostiern der Fall. In höherem Maße noch und frühzeitiger, weil bei ihnen der Recessus labyrinthi bei den erwachsenen Tieren rückgebildet ist oder gar fehlt. Bei ihnen ist das Übergewicht der Zellkomplexe, welche die Bogengänge zu bilden haben, über die zur Anlage des Recessus labyrinthi prädestinierten noch grösser, daraus dürfen wir schliessen, dass die Verlagerung noch früher vor sich gehen und weitgehender sein wird.

Und nun kommen wir zum Schluss zu den Selachiern, die Cyklostomen berücksichtige ich nicht weiter. Bei den Selachiern mündet auch noch bei den ausgebildeten Tieren das Labyrinth frei auf der Haut, und der Gang, der von dem die Bogengänge tragenden Teil des Labyrinthes zu der Öffnung auf der Haut führt, wird allgemein als Ductus endolymphaticus, Aussackungen am peripheren Ende des Ganges werden als Saccus endolymphaticus bezeichnet. Die Bedeutung der Verbindung des Labyrinths mit dem umgebenden Medium ist nicht klar. Ein freier Austausch zwischen Labyrinthinhalt und Meerwasser findet, wie Hellmann ausführt, offenbar nicht statt, denn die Öffnung ist sehr eng und der Ductus und Saccus endolymphaticus mit Otolithenbrei und einer zähen, gelatinösen Masse angefüllt. So erscheint es Hellmann „unwahrscheinlich, dass viel Seewasser eindringen kann. Die Öffnung dürfte höchstens, wie schon E. H. Weber (Weber, E. H.: De aure et auditu etc. Lps. 1820. Pars. 1, S. 93f.) vermutet, den Zweck erfüllen, dem überschüssigen Labyrinthinhalt Abfluss zu gewähren.“ Die Berechtigung der Homologisierung des Ductus endolymphaticus der Selachier mit dem der übrigen Wirbeltiere ist, wie schon in der Einleitung betont wurde, von verschiedenen Seiten in Frage gestellt worden. Bei Hellmann tauchte der Verdacht auf, „dass auch bei Selachiern das Ohrbläschen wenigstens zeitweise sich ganz

abschnüre“ und die Öffnung „des Ductus endolymphaticus auf der Haut eine sekundäre Bildung sei.“ Doch hat er das sehr reiche Material Sobottas untersucht, ohne „bei einem Selachierembryo eine geschlossene Ohrblase finden zu können“ und glaubt für Torpedo „das ständige Offenbleiben des Ductus endolymphaticus mit aller Bestimmtheit behaupten zu können“.

Fineman kommt, wie schon erwähnt, zu dem Schluss, dass der Ductus endolymphaticus bei *Torpedo ocellata* — und das würde dann doch wohl allgemein für Selachier gelten — höchst wahrscheinlich nicht homolog mit dem Ductus endolymphaticus des Menschen und der übrigen von ihm untersuchten Wirbeltiere sei. Der Name Ductus endolymphaticus bei *Torpedo ocellata* sollte darum durch einen geeigneteren Namen ersetzt werden.

Der Grund für diese Anschauung ist in der Hauptsache der, dass nach der Annahme Finemans und anderer die Anlage des Recessus labyrinthi, des Ductus endolymphaticus in weiterem Sinne nichts mit dem Abschnürungsgebiet des Ohrbläschens zu tun haben soll. Zum Teil scheint sich geradezu die Ansicht festgesetzt zu haben, dass von einer Homologie nur dann gesprochen werden könne, wenn sich nachweisen lasse, dass der Ductus endolymphaticus aus dem letzten Epithelstrang hervorgeht, welcher die Labyrinthanlage mit ihrem Mutterboden verbindet. Diese Annahme ist, wie ich gezeigt habe, nicht berechtigt. Alles, was billigerweise verlangt werden kann, ist der Nachweis, dass die Anlage des Recessus labyrinthi aus dem Material des Ohrbläschens sich bildet, das in der Umgebung der Abschnürungsstelle des Labyrinthes von der Epidermis gelegen ist. Diesen Nachweis habe ich in dieser Arbeit ausführlicher für eine Schildkröte geführt; er lässt sich auch für Vögel, Säuger und den Menschen führen.

Auch das glaube ich gezeigt zu haben, dass die Fälle, in welchen sich nicht durch den unmittelbaren Augenschein nachweisen lässt, dass der Recessus labyrinthi aus dem Teil der Labyrinthanlage entsteht, welche im Gebiet der Abschnürungsstelle des Ohrbläschens gelegen ist, nach der frühzeitig erfolgten Abschnürung eine medialwärts gerichtete Verlagerung des Materials, aus dem sich der Recessus labyrinthi aufbaut, eintritt, so dass er z. B. bei Teleostiern aus der „medialen“ Wand der Labyrinthanlage entsteht. So können diese Fälle nicht dafür

angeführt werden, dass in ihnen der *Recessus labyrinthi* sicher aus Material entstünde, welches der Abschnürungsstelle fremd sei. Sieht man sich dann die Modelle an, welche Hellmann und Fineman abbilden, so erkennt man, dass bei *Torpedo* der *Recessus labyrinthi* ebenso aus dem dorsalen zugespitzten Ende des Hörbläschens entsteht wie bei fast allen Wirbeltieren, bei denen er nicht, wie bei Ganoiden und Teleostiern, rudimentär ist. Diese Ähnlichkeit der Lage kann schon auf Schnitten hervortreten. Man vergleiche dafür die Schnitte, welche Fineman Taf. XI, Fig. 21 und 22a und b durch Selachierembryonen, Taf. IX, Fig. 25a und b von *Chrysemys marginata* gibt, auch meine Schnitte Fig. 3, 5 und 6. Auch bei *Torpedo ocellata* wird wie bei *Chrysemys marginata* offenbar eine dorsale Lippe vorgetäuscht durch überstürzte Entwicklung von Teilen, welche den *Saccus endolymphaticus* bei *Torpedo* bilden. Ob darum der *Saccus endolymphaticus* bei *Torpedo* dem *Saccus endolymphaticus* der höheren Wirbeltiere homolog ist, das ist eine andere Frage, die nicht ohne weiteres dadurch entschieden wird, dass im allgemeinen die *Recessus labyrinthi* zu homologisieren sind. Jedenfalls finden wir bei Selachiern noch kein Homologon der weitentwickelten Kanalsysteme, welche sich, wie hervorgehoben, bei manchen Amphibien und Reptilien an die *Sacci lymphatici* anschliessen. Das kann uns aber nicht abhalten zu sagen, dass der *Recessus labyrinthi* oder der *Ductus endolymphaticus* im weiteren Sinne bei allen Wirbeltieren homolog ist, ebenso wie wir ohne Scheu das Auge der Amphibien dem so viel höher differenzierten der Vögel homologisieren.

Sehr möglich ist es, dass der *Saccus endolymphaticus* der Säuger bereits von neuem Rückbildungen erfahren hat, und dass die Reptilienvorfahren der Säuger einen höher entwickelten *Saccus endolymphaticus* gehabt haben. Beobachtungen von Tandler und mir bei menschlichen Embryonen haben mich auf diese Vermutung gebracht. Tandler hat in der Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Menschen von Keibel und Elze bei zwei menschlichen Embryonen (Tabelle 55 und 65) nachgewiesen, und ich habe das bei anderen Embryonen bestätigen können (Keibel und Mall, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, Bd. II, S. 259), dass der *Recessus labyrinthi* sich ursprünglich über das Gebiet des bleibenden

Saccus endolymphaticus hinaus ausdehnt, dass aber sein peripheres Ende fadenförmig ausgezogen wird und zugrunde geht.

Fasse ich nun noch einmal zusammen, so glaube ich nachgewiesen zu haben, dass der Recessus labyrinthi (Ductus endolymphaticus im weiteren Sinne) der Selachier gleich dem Recessus labyrinthi der Teleostier, Ganoiden, Amphibien, Reptilien, Vögel und der Säuger mit Einschluss des Menschen aus dem Teil der Labyrinthanlage entsteht, welcher der Abschnürungsstelle des Hörbläschens ursprünglich benachbart ist und dass die Recessus labyrinthi all dieser Wirbeltiere — die Cyclostomen habe ich nicht in den Kreis meiner Untersuchungen einbezogen — homolog sind.

Eine andere Frage habe ich nicht zu einer mich vollkommen befriedigenden Lösung gebracht. Nach der Ansicht der einen Autoren, welche besonders Fleissig in seiner Arbeit über die Entwicklung des Geckolabyrinthes vertritt und der sich auch Okajima für Hynobius anschliesst, soll der Recessus labyrinthi durch Abschnürung entstehen, wie Fleissig sagt, ein Abschnürungsprodukt der medialen Alveuswand sein. Nach der der anderen soll er sich durch Ausstülpung und Eigenwachstum bilden. Diese Anschauung hat Fineman, trotzdem er sagt (S. 43), dass das Ergebnis seiner Untersuchungen in seinen hauptsächlichsten Teilen mit dem von Fleissig übereinstimmt. Nach meinen Untersuchungen liegt zunächst jedenfalls eine Ausbuchtung vor, die sich durch Eigenwachstum vergrössert, aber es lässt sich nicht ausschliessen — freilich auch nicht beweisen — dass sich an die Ausstülpung und ihre weitere Entwicklung durch Eigenwachstum noch eine Vergrösserung des Recessus labyrinthi durch Abschnürung von der Alveuswand anschliesst. Ob das Material, welches hierbei in Frage kommt, von Anfang an der medialen Wand der Labyrinthanlage angehört und nicht erst, wie das des übrigen Recessus labyrinthi, sekundär dorthin verlagert worden ist, das ist eine weitere Frage.

Literaturverzeichnis.

- Alexander, Gustav: Über Entwicklung und Bau der Pars inferior labyrinthi der höheren Säugetiere. Denkschr. der math.-naturw. Klasse d. Kaiserl. Akademie der Wiss., Bd. 70. Wien 1900.
 Derselbe: Zur Entwicklung des Ductus endolymphaticus (Recessus labyrinthi). Arch. f. Ohrenheilkunde, Bd. 52, 1901.

- Alten, Hans von: Beitrag zur Entwicklung des Kiemendarms einer Schildkröte (*Chrysemys marginata*). Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 87, 1916.
- Balfour, Francis, M.: Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsch von B. Vetter. Bd. II, 1881.
- Boettcher, Arthur: Über Entwicklung und Bau des Gehörlabyrinths. Verh. d. Kais. Leopoldino-Carolinischen deutschen Akademie der Naturforscher, Bd. 35, Dresden 1870.
- Corning, H. K.: Über einige Entwicklungsvorgänge am Kopfe der Anuren. Morpholog. Jahrb., Bd. 27, 1899.
- Denis, P.: Recherches sur le développement de l'oreille interne chez les mammifères (*Vespertilio murinus*). Archives de Biologie, T. 18, 1902.
- Fineman, Gösta: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Ductus endolymphaticus bei den Menschen und einigen Wirbeltieren. Anat. Hefte, Bd. 53, 1915.
- Fleissig, Julius: Die Entwicklung des Geckolabyrinths. Anat. Hefte, Bd. 37, 1908.
- Hellmann: Die Entwicklung des Labyrinths bei *Torpedo ocellata*. Verhandl. d. Deutschen otologischen Ges., 1898.
- Hertwig, Oskar: Entwicklungsgeschichte des menschlichen Ohres in Schwartzes Handbuch der Ohrenheilkunde. Bd. I, Kap. 4, 1892.
- Keibel, F.: Über die Entwicklung des Labyrinthanhanges (*Recessus labyrinthi* oder *Ductus endolymphaticus*). Anat. Anz., Bd. 16, 1899.
- Derselbe: Der *Ductus endolymphaticus* (*Recessus labyrinthi*) bei Schildkröten. Anat. Anz., Bd. 48, S. 466, 1915.
- Keibel und Elze: Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1908. Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, Heft 2.
- Keibel und Mall: Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig 1911.
- Krause, Rudolph: Die Entwicklung des *Aquaeductus vestibuli* s. *Ductus endolymphaticus*. Anat. Anz., Bd. 19, 1901.
- Derselbe: Entwicklungsgeschichte des Gehörorgans in O. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. II, Teil 2, 6. Kapitel. 1906 (erschienen 1901).
- Kupffer, C. von: Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Kranioten. 4. Heft. Zur Kopfentwicklung von *Bdellostoma*. München und Leipzig. 1900.
- Netto, Friedrich: Die Entwicklung des Gehörorgans beim Axolotl. Berliner med. Diss. 1898.
- Noorden, Carl von: Die Entwicklung des Labyrinths bei Knochenfischen. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Jahrg. 1883.
- Norris, H. W.: Studies on the development of the ear of *amblystoma*. Journ. of morphology, vol. 7, 1892.
- Derselbe: The duct. endol. in the axolotl. Anat. Anz., Bd. 19, 1901.
- Okajima, K.: Die Entwicklung des Gehörorgans von *Hynobius*. Anatomische Hefte, Bd. 45, 1912.

- Perovic und Aust¹⁾: Zur Entwicklungsgeschichte des Ductus endolymphaticus beim Menschen. *Anatom. Hefte*, Bd. 52, 1915.
- Peter, Karl: Der Schluss des Ohrgrübchens der Eidechse. *Archiv für Ohrenheilkunde*. Bd. 51, 1901.
- Poli, Camillo: Zur Entwicklung der Gehörblase bei den Wirbeltieren. *Arch. f. mikr. Anatomie*, Bd. 48, 1897.
- Rabinowitsch, Alexis: Über die Entwicklung des häutigen Labyrinthes von *Emys Europaea* (Eutraria). *Med. Diss.*, Berlin 1903.
- Roethig und Brugsch: Die Entwicklung des Labyrinthes beim Huhn. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 59, 1902.
- Schwalbe, G.: Studien zur Vorgeschichte des Menschen. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*. Bd. 9, 1906. Sonderheft.
- Streeter, G. L.: On the development of the membranous labyrinth and the acoustic and facial nerves in the human embryo. *Americ. Journ. of Anat.*, vol. 6. 1906/1907.
- Villy, Francis: Development of the ear and accessory organs in the common frog. *Quart. Journ. mic. Sc.*, vol. 30, 1890.
- Weber, E. H.: *De aure et auditu hominis et animalium*. Lipsiae. 1820.
- Wenig, Jaromír: Die Entwicklung des Ductus endolymphaticus bei den Knochenfischen. *Anat. Anz.*, Bd. 38, 1911.
- Wiedersheim, Robert: Zur Anatomie und Physiologie des *Phyllo-dactylus europaeus* mit besonderer Berücksichtigung des *Aquaeductus vestibuli* der Ascalaboten im allgemeinen. *Morpholog. Jahrb.*, Bd. 1, 1876.
- Derselbe: *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. 7. Aufl. 1909.

Figurenerklärung.

A. Textfiguren.

- Textfig. 1a—1m. Die Figuren stellen 12 aufeinanderfolgende Schnitte durch die Ohrgegend eines Embryo von *Chrysemys marginata* (Bez. v. G. 6) dar. Schnittstärke: 7,5 μ . Vergrößerung: 100:1. Die Lage der Kernteilungen ist durch Punkte angegeben.
- Textfig. 2a—2g'. Die Figuren stellen 32 aufeinanderfolgende Schnitte durch die Ohrgegend eines Embryo von *Chrysemys marginata* (Bez. v. G. 1)

¹⁾ In einer Mitteilung im *Anat. Anz.* (Bd. 49, S. 29, 1916) weist Hochstetter darauf hin, dass sein Schüler Perovic auf der Naturforscherversammlung in Wien 1913 unter Vorzeigen von 25 Modellen über die Entwicklung des Labyrinthes von *Emys lutaria* vorgetragen hat. Mir war das entgangen. Ich entnehme der Hochstetterschen Mitteilung, dass Perovic im wesentlichen zu den gleichen Resultaten gekommen ist wie ich, in manchen Dingen sogar an seinem reichen Material weiter vordrang. So glaubt er sicher erkannt zu haben, dass der untere Abschnitt des Ductus endolymphaticus durch Abschnürung aus der medialen Wand entsteht, eine Frage, die ich nicht entscheiden konnte. Die Frage, ob das Material für den Ductus endolymphaticus primär in der lateralen Wand liegt, wurde im Texte genügend erörtert.

dar. Schnittdicke: $7,5 \mu$. Vergrößerung: 100:1. Die Lage der Kernteilungen ist durch Punkte angegeben.

Textfig. 3. Schnitt durch das rechte Ohrgrübchen eines Embryo von *Chrysemys marginata* (Bez. v. G. 2). Das Modell des Ohrgrübchens ist in Tafelfig. 2a dargestellt. Die Umrahmungsstriche am rechten und linken Rande der Tafel geben die Schnittrichtung an. Schnittdicke: $7,5 \mu$. Vergrößerung 100:1.

Textfig. 4. Schnitt durch die beiden Ohrbläschen eines Embryo von *Chrysemys marginata* (Bez. v. G. 3). Der Schnitt hat die Ohrbläschen kaudal von der Verbindung mit der Epidermis getroffen; lateral sieht man an ihnen Vorwölbungen, aus denen die vertikalen Bogengangtaschen hervorgehen (vgl. Tafelfig. 3a u. b und 4a u. b). Die Umrahmungsstriche am rechten und linken Rande der Tafel geben die Schnittrichtung an. Schnittdicke: $7,5 \mu$. Vergrößerung: 100:1.

Textfig. 5, 6, 7. Schnitte durch die Ohranlagen eines Embryo von *Chrysemys marginata* (Bez. v. G. 4). In Fig. 5 ist die Öffnung des linken, in Fig. 6 fünf Schnitte weiter kaudal die des rechten Ohrbläschens getroffen. Der Schnitt Fig. 7 liegt acht Schnitte weiter kaudal als der Fig. 6 (vgl. Tafelfig. 5a u. b und 6a u. b). Die Umrahmungsstriche am rechten und linken Rande der Tafel geben die Schnittrichtung an. Schnittdicke: $7,5 \mu$. Vergrößerung: 100:1.

Textfig. 8—16. Schnitte durch die Ohranlagen eines Embryo von *Chrysemys marginata* (Bez. 0): abgesehen von Textfig. 8 ist nur die linke Ohranlage dargestellt. Man beachte die Anlage der Bogentaschenfalte und die Einmündungsstelle des Recessus labyrinthi. Die Schnitte folgen in kranio-kaudaler Richtung. Der Schnitt der Fig. 9 liegt fünf Schnitte kaudal von dem der Fig. 8; die übrigen Schnitte der übrigen Figuren folgen aufeinander. Schnittdicke: 10μ . Vergrößerung: 50:1.

Textfig. 17—20. Schnitte durch die Ohranlagen eines Embryo von *Chrysemys marginata* (Bez. B). Die Schnittbilder sind in kranio-kaudaler Richtung wiedergegeben. Der Schnitt von Fig. 18 liegt 40μ weiter kaudal als der von Fig. 17, weitere 50μ kaudalwärts liegt der Schnitt von Fig. 19 und noch 80μ weiter kaudal der von Fig. 20. Schnittdicke: 10μ . Vergrößerung 75:1.

Textfig. 21—23. Schnitte durch die Ohranlagen eines Embryo von *Chrysemys marginata* (Bez. D). Die Schnitte folgen in kaudo-kranialer Richtung aufeinander, der Schnitt der Fig. 22 liegt 60μ weiter kranial als der Schnitt der Fig. 21, der Schnitt der Fig. 23 wieder 60μ weiter kranial. Schnittdicke 10μ . Vergrößerung 50:1.

Textfig. 24—30. Schnitte durch die Ohranlagen eines Embryo von *Aromochelys odorata* in kranio-kaudaler Reihenfolge. Die Schnitte der Textfig. 24 und 25 folgen unmittelbar aufeinander. Der Schnitt der Textfig. 26 liegt 70μ weiter kaudal, dann folgen die Schnitte in den Entfernungen von 20μ , 40μ , 60μ und 90μ . Schnittdicke: 10μ . Vergrößerung: 50:1.

B. Tafelfiguren.

Alle Figuren sind nach Plattenmodellen bei 100 facher Vergrößerung dargestellt. Sie wurden mit dem Diopetrograph entworfen. Die untere Einrahmung der Tafeln deutet die Grundebene an, die seitlichen Grenzen der Tafeln die senkrecht darauf stehenden Ebenen der Platten, also auch die Schnittrichtung. Man wird sich mit Hilfe dieser Linien die Schnittbilder leicht in die Modelle hinein denken können. Dort, wo die Epidermis dargestellt wurde, ist sie durchsichtig gezeichnet.

Doppeltafel IX.

Fig. 1a u. 1b. Das linke Ohrbläschen von *Chrysemys marginata* v. G. 2., 1a von der lateralen, 1b von der medialen Seite gesehen.

Fig. 2a u. 2b das rechte Ohrbläschen entsprechend.

Fig. 3a u. 3b. Das rechte Ohrbläschen von *Chrysemys margin.* v. G. 3.

Fig. 3a von der lateralen, Fig. 3b von der medialen Seite gesehen.

Fig. 4a u. 4b das linke Ohrbläschen entsprechend.

Fig. 5a u. 5b das rechte Ohrbläschen von *Chrysemys margin.* v. G. 4.

Fig. 5a von der lateralen, Fig. 5b von der medialen Seite gesehen.

Fig. 6a u. 6b das linke Ohrbläschen entsprechend.

Fig. 7a, 7b u. 7c. Die linke Labyrinthanlage von *Chrysemys marginata* v. G. 0. Fig. 7a von lateral; Fig. 7b von medial gesehen. Fig. 7c zeigt die Labyrinthanlage von lateral her eröffnet. Man blickt auf die Einmündungsstelle des Recessus labyrinthi.

Fig. 8a, 8b u. 8c. Die rechte Labyrinthanlage von *Chrysemys margin.* B.

Fig. 8a von lateral, Fig. 8b von medial gesehen. In Fig. 8c ist das Labyrinthbläschen von lateral und ventral her zum grossen Teil entfernt, man sieht auf die Einmündungsstelle des Recessus labyrinthi.

Doppeltafel X.

Fig. 9a, 9b u. 9c. Die rechte Labyrinthanlage von *Chrysemys margin.* D. Fig. 9a von lateral, Fig. 9b von medial gesehen. In Fig. 9c ist die Labyrinthanlage von lateral her eröffnet dargestellt, so dass man auf die Einmündungsstelle des Recessus labyrinthi blickt.

Fig. 10a, 10b und 10c. Die linke Labyrinthanlage von *Chrysemys E.*, entsprechend dargestellt wie in den Figuren 9a, 9b und 9c.

Fig. 11a u. 11b die rechte Labyrinthanlage von *Aromochelys odorata* F. Fig. 11a von der lateralen, Fig. 11b von der medialen Seite gesehen.

Tafel XI.

Fig. 11c. Die rechte Labyrinthanlage von *Aromochelys odorata* von lateral her eröffnet dargestellt, so dass man auf die Einmündungsstelle des Recessus labyrinthi blickt.

Fig. 12a, 12b und 12c die linke Labyrinthanlage von *Aromochelys odorata* F. in entsprechender Weise dargestellt, wie die rechte in den Fig. 11a, 11b und 11c.

Sind die „Sommerzellen“ in der Nebenniere des *Frosches acidophil*?

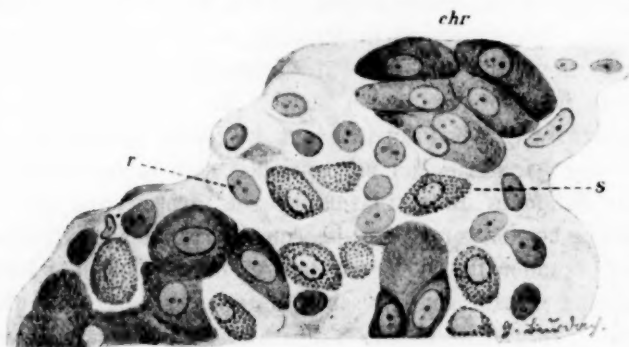
Von

Dr. **Walter Carl**,

Privatdozenten an der Universität Königsberg i. Pr.

Hierzu 1 Textfigur.

In den Nebennieren des Frosches liegen nebeneinander die verschiedenen Arten der Zellen, welche wir bei den höheren Tieren, vor allem bei den Säugern, von einander getrennt und topographisch auf die Rinden- und Markschrift verteilt vorfinden. Von diesen Zellelementen haben die von H. Stilling (1) als eine Gattung sui generis einst beschriebenen „Sommerzellen“ eine besondere Beachtung gefunden. Wie der Name besagen soll, handelt es sich um Zellen, deren Vorkommen an eine bestimmte Jahreszeit gebunden schien; diese Feststellung glaubte ihr Entdecker, der den Zellen auch den Namen gegeben hat, mit Bestimmtheit machen zu können. Von späteren Untersuchern wurde das Vorkommen dieser Zellen bestätigt, aber sie fanden, dass das Vorkommen nicht an den



Nebennierenstränge eines Winterfrosches (*Rana escul.*). Fixierung nach Wiesel, Färbung mit Wasserblau und Safranin.

r = Rindenzelle. chr = chromaffine Zelle. s = Zelle mit safraninophilen Granulis. Vergr. 500fach.

Sommer gebunden war, sondern dass die Zellen auch in Wintertieren vorkamen. Patzelt und Kubik (2) haben zu allen Jahreszeiten bei der Gattung *Rana* esc. Sommerzellen nachweisen können, und zwar haben sie mit besonderer Sorgfalt darauf geachtet, dass die von ihnen untersuchten Tiere sich auch tatsächlich in dem Winterzustande befanden. Es ist angezweifelt worden, dass im Laboratorium gehaltene Tiere sich in demselben physiologischen Zustande befinden, wie die in der Freiheit. Die Untersucher haben deshalb im Winterschlaf befindliche Tiere direkt ausgegraben. Auch in solchen konnten sie die Stillingschen Zellen, wie sie angeben, in unverminderter Zahl und Färbbarkeit finden. Patzelt und Kubik schlagen vor, den Namen „Sommerzellen“ aufzugeben und dafür die Bezeichnung „acidophile“ Zellen einzuführen, da die Granula der Zellen eine besondere Affinität zu sauren Farbstoffen haben, wie durch Anwendung von Eosinlösung, dem Ehrlich-Biondischen Dreifarbgemisch, von Orange, Erythrosin, Säurefuchsin bewiesen werden konnte. Nur die acidophilen (eosinophilen) Leukozyten des Blutes sollten eine noch grössere Verwandtschaft zu sauren Farbstoffen besitzen.

Die Kenntnis dieser acidophilen Zellen glaube ich auf Grund meiner Untersuchungen ein wenig erweitern zu können.

Meine ersten Untersuchungen gehen zurück bis zum Winter 1910/11; gelegentlich meiner Studien über das chromaffine System (4), fielen mir auch die acidophilen Zellen auf. Ich behandelte die zu untersuchenden Nebennieren nach der von Wiesel (3) angegebenen Methode. Ich konnte mein Material immer lebensfrisch fixieren und habe meistens, um eine gute Chromierung zu erzielen, die Fixierung im Brutschrank bei 30° bis 37° sich vollziehen lassen. Bei Nachfärbung der Präparate mit 1 Prozent Safraninlösung zur Darstellung der Kerne fiel mir auf, dass sich in den Nebennieren einzelne Zellen in ihrem Plasmateil rot färbten und dass diese Rotfärbung bei stärkerer Vergrößerung sich als eine exakte Granulafärbung erkennen liess. Es wurden von mir drei Winter hindurch immer eine Anzahl von Fröschen untersucht mit dem gleichen Resultat. Vergleiche meiner Präparate, die von männlichen und weiblichen Tieren vom Sommer und Winter stammten, mit den von Patzelt und Kubik gegebenen Darstellungen der acidophilen Zellen lassen keinen Zweifel darüber, dass es sich um identische Zellen handelt. Die Anordnung in den Nebennierensträngen, die

Zahl und Form der Zellen, sowie die Art der Granulierung zeigen weitgehende Übereinstimmungen; die Granula scheinen mir in der Darstellung mit Safranin noch distinkter als mit Eosin. Eine Beziehung dieser Gebilde zu dem Ernährungszustand und zu der Geschlechtstätigkeit konnte ich nicht finden.

Safranin ist ein basophiler Farbstoff. Wenn sich die Granulationen der Sommerzellen so, wie ich es gefunden habe, mit einem basophilen Farbstoff färben lassen, kann man nicht gut an der Bezeichnung acidophil festhalten. Mit Ausnahme dieser Granula ist das Plasma irgend welcher anderer Zellen in meinen Präparaten durch Safranin nicht gefärbt, wohl zeigen aber die Zellkerne, besonders die Kerne der roten Blutkörperchen eine distinkte Tinktion mit Safranin.

Literatur.

1. Gaupp: Anatomie des Frosches. 2. Aufl.
 2. Patzelt, V. u. Kubik, J.: Acidophile Zellen in der Nebenniere von *Rana escul.* Arch. f. mikr. Anat., Bd. 81, S. 82—91.
 3. Schmorl, G.: Untersuchungsmethoden. 7. Aufl., 1914, S. 293.
 4. Carl: Das chromaffine System und seine Erschöpfung durch Muskelarbeit. Deutsch. med. Woch. 1911, Nr. 40.
-